

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana životního prostředí

Obor: Ochrana životního prostředí



DIPLOMOVÁ PRÁCE

**Paleoenvironmentální rekonstrukce mladšího dryasu na základě fosilních
pakomárů**

Palaeoenvironmental reconstruction of the Younger Dryas based on fossil chironomids

Anežka Skurčáková

Vedoucí: RNDr. Jolana Tátošová, Ph.D.

Leden 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne

.....

Podpis

Poděkování

Velmi děkuji své školitelce RNDr. Jolaně Tátošové, Ph.D. za odborné vedení práce, zasvěcení do morfologie pakomárů, skvělou komunikaci a čas, který mi věnovala. Také děkuji doc. RNDr. Petru Kunešovi, Ph.D. za vedení grantového projektu, zpracování pylové analýzy a depth-age modelu, a také za cenné rady ohledně zpracování dat. Děkuji prof. Oliveru Heirimu za poskytnutí teplotního modelu, prof. Richardu Chiverellovi za provedení XRF analýzy, prof. RNDr. Tomáši Herbenovi, CSc. a Mgr. Bořkovi Šťastnému za vysvětlení statistického zpracování dat. Dík patří také zaměstnancům Ústavu pro životní prostředí, kolegům z laboratoře a mikroskopovny a hlavně mým spolužákům, se kterými byla radost studovat. V neposlední řadě děkuji mé rodině za plnou podporu při studiu a skvělé domácí zázemí.

Práce byla vytvořena s podporou GA ČR č. 16-06915S.

Abstrakt

Závěrečný stadiál poslední doby ledové – mladší dryas (12 650 – 11 500 cal yr BP) – je ze sedimentů evropských jezer relativně dobře popsáný, ve střední Evropě však studie, které by se zabývaly jeho průběhem, zcela chybí. Cílem této práce bylo zjistit, jakým způsobem tento stadiál probíhal ve střední Evropě, a to na základě sedimentového profilu z Černého jezera na Šumavě. Ke klimatické rekonstrukci byly využity subfossilní zbytky pakomárů, pomocí kterých lze s využitím švýcarsko-norského modelu zrekonstruovat původní průměrnou červencovou teplotu. Provedena byla také geochemická analýza, která určila intenzitu eroze, úživnost jezera a jeho zdroje organických látek. Pro doplnění informací o povodí byla využita také pylová analýza.

V sedimentu byly identifikovány tyto klimatické výkyvy: starší dryas (13 583 – 13 394 cal yr BP), Alleröd (13 394 – 12 383 cal yr BP), mladší dryas (12 383 – 11 394 cal yr BP) a raný holocén (11 394 – 11 138 cal yr BP). Nepodařilo se signifikantně prokázat přítomnost dvou fází mladšího dryasu, nicméně interpretace izotopického signálu naznačuje, že první polovina této chladné oscilace mohla být sušší. Rekonstruované teploty se pohybovaly v rozmezí od 8,30 až 10,31 °C. Průměrné hodnoty pro období staršího dryasu byly 8,92 °C, Allerödu 9,61 °C, mladšího dryasu 9,17 °C a raného holocénu 10 °C. Rekonstruovaná teplota po celém průběhu křivky kolísala, což odpovídá nestálému pozdně glaciálnímu klimatu. Dominantními druhy pakomárů byli v téměř celé sledované části profilu profundální druhy *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladius grimshawii*-type a *Procladius* sp., které byly doprovázeny druhy litorálními, hojnými především v úsecích profilu odpovídajících Allerödu a ranému holocénu. Během mladšího dryasu tyto druhy téměř vymizely. Černé jezero bylo v pozdním glaciálu ultraoligotrofní až oligotrofní, a minimálním množstvím organické hmoty v sedimentu (0,48 – 2,84 % C_{org}) a dobře prokysličeným hypolimniem.

Klíčová slova: mladší dryas, *Chironomidae*, teplotní rekonstrukce, Černé jezero

Abstract

The final stadial of the last glacial – Younger Dryas (12 650 – 11 500 cal yr BP) is relatively well described in sediments of European lakes, however research related to its progress in Central European area is missing. The goal of this thesis was to examine progress of this stadial based on sediment core from Černé Lake at Šumava (Czech Republic). To reconstruct climatic conditions, sub-fossil remains of *Chironomidae* was used. The air July temperature was estimated using Swiss-Norwegian model. Geochemical analysis was performed to determine intensity of erosion, trophic status of the lake, and sources of its organic matter. To complete information about catchment, pollen analysis was performed.

Following climatic events were identified in the sediment: Older Dryas (13 583 – 13 394 cal yr BP), Alleröd (13 394 – 12 383 cal yr BP), Younger Dryas (12 383 – 11 394 cal yr BP) a Early Holocene (11 394 – 11 138 cal yr BP). Presence of two phases of Younger Dryas was not significantly proven, nevertheless, the isotope composition suggests, that the first half of this oscillation was drier. Reconstructed temperature ranged between 8,30 and 10,31°C. The mean temperature for Older Dryas event was 8,92 °C, for Alleröd 9,61 °C, Younger Dryas 9,17 °C and Early Holocene 10,00 °C. Reconstructed temperature exhibited distinct oscillations, which corresponds to unstable late glacial climate. Dominant species of *Chironomidae* were almost entirely profundal taxa *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladius grimshawii*-type a *Procladius* sp. Litoral species were also present namely in core parts corresponding to Alleröd and Early Holocene. During Younger Dryas these species almost disappeared. Černé Lake was oligotrophic, with minimum content of organic matter in sediment (0,48 – 2,84 % C_{org}), and with well oxygenated hypolimnium.

Key words: Younger Dryas, *Chironomidae*, reconstruction of temperature, Černé Lake

Obsah

1. Úvod.....	8
2. Teoretická část.....	10
2.1. Mladší dryas (Younger Dryas – YD)	10
2.2. Rozdílný průběh YD v různých částech Evropy	13
2.3. Paleoklimatické rekonstrukce věnující se YD na území ČR.....	14
2.4. Pakomáři v paleoklimatických rekonstrukcích.....	17
2.4.1. Obecná charakteristika	17
2.4.2. Kvantitativní rekonstrukce teploty	18
2.4.3. Rekonstrukce dalších environmentálních podmínek.....	20
2.4.4. Interpretace geochemických proxy	21
3. Metodika.....	25
3.1. Popis lokality	25
3.2. Odběr sedimentového profilu	27
3.3. Výběr a rozdělení vzorků	29
3.4. Analýza pakomárů	31
3.5. Rekonstrukce teploty	32
3.6. Pylová analýza	33
3.7. Geochemická analýza	34
3.8. Radiokarbonové datování	36
3.9. Zpracování dat, rozdělení do zón	37
4. Výsledky.....	38
4.1. Datování sedimentu	38
4.2. Analýza pakomárů	40
4.2.1. Nalezené taxony	40
4.2.2. Zonace profilu	41
4.2.3. DCA	44
4.2.4. Popis zón	46
4.3. Rekonstrukce teploty	49
4.4. Pylová analýza	51
4.5. Geochemická analýza	53

5.	Diskuze.....	58
5.1.	Zařazení do historického kontextu	58
5.2.	Interpretace zonace	59
5.3.	Srovnání teplotního průběhu mladšího dryasu s jinými evropskými lokalitami	67
5.4.	Srovnání podmínek v Černém jezeře s jinými českými lokalitami	68
6.	Závěr.....	70
7.	Použitá literatura	72
8.	Přílohy	80

1. Úvod

V dnešní době se stále diskutuje o možném průběhu a příčinách nastávajících klimatických změn, pro přesné nastavení predikčních modelů a správné odhady změn budoucího klimatu je však nutné vědět, v jakém rozsahu a délce trvání tyto změny probíhaly v minulosti. Jedním z prudkých výkyvů světového podnebí, který je pro tyto studie vhodný, je mladší dryas, chladný stadiál na konci posledního glaciálu. Jeho průběh ovšem nebyl na celé planetě stejný, zatímco na severní polokouli se průměrné teploty výrazně snížily, na jižní polokouli došlo naopak k jejich zvýšení (Carlson, 2013). V posledních letech se zjišťuje, že jeho průběh byl různý i v rámci poměrně malých regionů, jako je Evropa. Ve výsledcích bakalářské práce, na kterou tato diplomová práce navazuje (Skurčáková, 2016), je uvedeno, že v západní Evropě byla první polovina mladšího dryasu chladná a vlhká, kdežto druhá polovina teplejší a sušší. Ve východní Evropě se klima lišilo v průběhu humidity, první polovina mladšího dryasu byla chladnější a suchá, druhá teplejší a vlhčí.

V České republice bylo uskutečněno několik paleolimnologických výzkumů rekonstruuujících holocénní klima této oblasti ležící ve středu Evropy, mladším dryasem se však zabývalo jen několik málo studií (Hošek, 2014; Jankovská, 2006) a jeho průběh v oblasti na hranici mezi kontinentálním a oceánským klimatem není zcela jasný. V současné době probíhá výzkum sedimentů ze šumavských jezer (Holocénní dynamika disturbancí v evropských smrkových (*Picea abies*) lesích: podklady pro ochranu přírody a management, GA ČR, řešitel RNDr. Petr Kuneš, PhD.), jehož součástí je i tato diplomová práce.

Jejím cílem je zrekonstruovat klimatické poměry v mladším dryasu podle profilu sedimentů z Černého jezera odebraného v roce 2015 a srovnat jeho průběh s jinými částmi Evropy. Stěžejní částí práce bude rekonstrukce tehdejší průměrné červencové teploty vzduchu na základě subfossilních pakomárů, a to podle modelu pracujícím s abundancemi a teplotními optimy jednotlivých druhů. Dále bude provedena geochemická analýza, která určí některé další paleoenvironmentální podmínky (intenzita eroze, úživnost jezera, zdroje organických látek). Pro doplnění informací o povodí bude využita také pylová analýza (doc. Petr Kuneš, nepublikováno).

Pro naplnění cílů diplomové práce byly stanoveny tyto otázky a hypotézy:

- Jak probíhal podle analyzovaného profilu mladší dryas?

H0: YD neměl zřetelné klimaticky odlišné fáze (signifikantně se lišící druhovým složením pakomárů, pylů či geochemicky).

H1: YD měl více klimaticky odlišných fází.

- Jaká byla dlouhodobá sukcese společenstva pakomárů?
- Jaký rozsah teplotních změn nastal v období pozdního glaciálu a raného holocénu?
- Vykazoval pozdní glaciál změny ve vlhkostních podmínkách?
- Mělo toto období podobný klimatický průběh jako v jiných evropských lokalitách?

2. Teoretická část

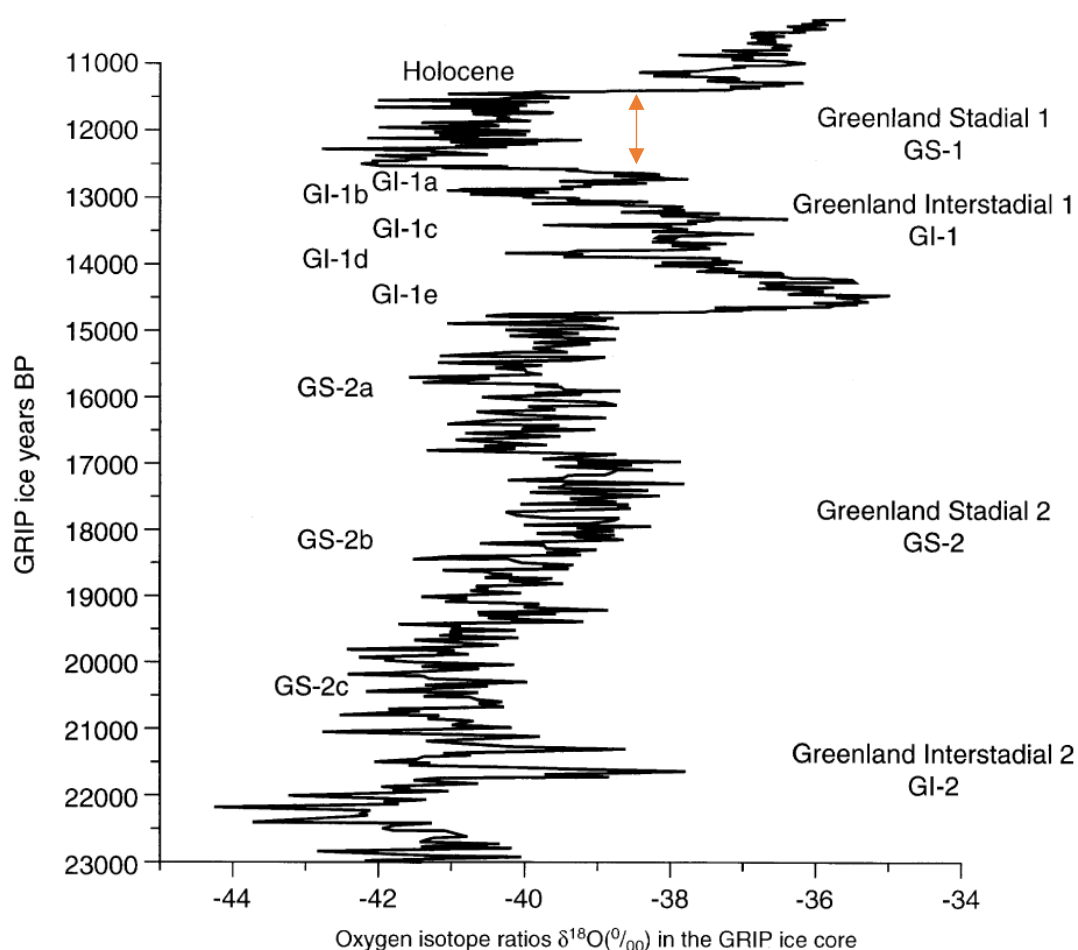
2.1. Mladší dryas (Younger Dryas – YD)

Přibližně před 15 000 lety se začalo dříve chladné a nehostinné klima v Evropě měnit, končila totiž poslední doba ledová a přicházela doba meziledová – holocén. Tento přechod se udál prostřednictvím několik prudkých a navzájem odlišných klimatických výkyvů, které trvaly téměř 5 000 let. Během této doby se střídaly teplé a chladné epizody – interstadiály a stadiály. Tyto klimatické výkyvy byly poprvé popsány na konci 19. století, a to při odebrání jezerních profilů v Dánsku, kdy si Andersson (1896) a Hartz (1901) všimli rozdílných struktur ve vrstvách sedimentu. Po minerálních vrstvách vrcholného glaciálu náhle následovaly více organické horizonty značící příznivější podmínky pro rozvoj vegetace, tedy větší teplo a vlhko. Tato teplá období byla nazvána Bölling a Alleröd podle názvů lokalit, kde se sedimenty odebíraly. Organické horizonty byly oddělené více minerálním sedimentem značícím chladný klimatický výkyv, který autoři pojmenovali starší dryas. Po teplém Allerödu následovaly opět minerální vrstvy, tentokrát mnohem mohutnějšího rozsahu. Tento stadiál byl nazván mladší dryas, pojmenovaný podle drobné byliny dryádky osmiplátečné (*Dryas octopetala*), jejíž lístky byly v této vrstvě sedimentu hojné. Dále byl sediment zase plný organického materiálu, začal totiž holocén, kdy se masivně rozvinula vegetace.

Další autoři věnovali pozornost nejenom struktuře a složení sedimentů, ale také pozůstatkům organismů, které se v nich zachovaly. Nejvíce využívanou biologickou analýzou na konci 19. století byla analýza pylová, kterou také využili botanikové Axel Blytt a Rutger Sernander při výzkumu sedimentů dánských rašelinišť. Podobně jako Andersson a Hartz popisovali odlišné horizonty pomocí pylových zrn v nich obsažených, a odvozovali z nich změny klimatu. Vytvořili tzv- Blytt-Sernanderovu klasifikaci, ve které byly popsány stejné klimatické výkyvy, jako na lokalitách Bölling a Alleröd. Klasifikace byla později několikrát upravena, pokaždé však zahrnovala stadiál mladší dryas, jemuž byla přiřazena pylová zóna III (Jessen, 1938, Iversen, 1954).

S rozvojem radiokarbonového datování byla těmto stadiálům a interstadiálům přiřazena konkrétní časová rozmezí, v kterých probíhala. Bölling byl definován jako období od 13 000 do 12 000 ^{14}C let BP, starší dryas od 12 000 do 11 800 ^{14}C let BP, Alleröd od 11 800 do 11 000 ^{14}C let BP a mladší dryas od 11 000 do 10 000 ^{14}C let BP (Mangerud et al., 1974). V době definování těchto časových rozmezí se ještě nevědělo, že je třeba data kalibrovat, proto se od pozdějšího kalibrovaného datování liší přibližně o 2 000 let.

Přesnější časové určení mladšího dryasu a dalších klimatických událostí umožnil až výzkum ledovcových vrtů z Grónska (GRIP – Greenland Ice-core Project), ve kterých bylo možno rozlišit roční přírůstky ledu a spočítat tak skutečné stáří jednotlivých epizod. V jednotlivých vrstvách byl určen poměr kyslíkových izotopů ($\delta^{18}\text{O}$), ukazujících teplotu vzduchu v době, kdy se led vytvářel. Mladší dryas byl přiřazen k zóně GS-1, která trvala od 12 650 let BP do 11 500 let BP (Rasmussen et al., 2006). Toto absolutní stáří je dnes považováno za nejpresnější. Nově zpracované sedimentové profily se často porovnávají s křivkou $\delta^{18}\text{O}$ z GRIPu (viz Obr.1), aby se jednotlivé vrstvy přiřadily ke správnému časovému rozmezí.



Obr. 2.1. $\delta^{18}\text{O}$ záznam podle ledovcového vrtu GRIP (Johnsen et al., 1992; Dansgaard et al., 1993). Červená šipka vyznačuje mladší dryas (GS-1). Převzato z Walker et al., (1999), upraveno.

Mladší dryas byl chladný a suchý stadiál, kdy ledovec, který v předchozích teplejších interstadiálech roztál, opět narostl. Vegetace znovu ustoupila, a protože už nechránila půdní pokryv, zvýšila se eroze. Podle grónského ledovcového vrtu se průměrná roční teplota na začátku YD snížila o 9 °C (Alley, 2000). Různé studie z Evropy dokládají ochlazení o 2 až 6 °C

a sušší klima (Brauer et al., 1999; Von Grafenstein et al., 2000), stejně tak studie ze Severní Ameriky (Shuman, 2005; Dorale, 2010). Oproti tomu Carlson A.E. et al., (2008) ukazuje na mírné oteplení (1,5 °C) na jihovýchodě USA, které podle jeho vysvětlení vzniklo v důsledku oslabení severoatlantických proudů a následnou akumulaci tepla v oblasti Mexického zálivu. Na jižní polokouli se klima také oteplilo (např. Moreno, 2009; Newnham, 2000).

I další studie naznačují, že mladší dryas byl sice globální klimatickou změnou, neprobíhal však na celé planetě stejně. Na severní polokouli došlo k ochlazení, na jižní polokouli naopak k oteplení, přičemž teplotní změny nabíraly na intenzitě směrem k pólům (tzv. bipolar seesaw efekt). Nicméně ochlazování na severní polokouli bylo výraznější než oteplování na jižní polokouli, celkově se tedy planeta ochladila, a to přibližně o 0,6 °C. (Shakun, 2010).

Příčina tak prudké klimatické změny, jako byl mladší dryas, není zcela jednoznačná, nejčastěji se však uvádí, že k rozkolísání klimatu došlo v důsledku změny atlantických mořských proudů. Laurentinský ledovec na území dnešní Kanady během Böllingu a Allerödu tál, až ustoupil za Velká severoamerická jezera, a umožnil tak vlití velkého objemu sladké vody z povodí Mississippi do řeky Sv. Vavřince a dál do severního Atlantiku. To způsobilo zpomalení atlantických mořských proudů, které transportovaly teplo od rovníku do vyšších zeměpisných šířek a následné ochlazení severní polokoule (Johnson, 1976; Li & Piper, 2015).

Dalším možným vysvětlením této klimatické změny může být pokles solární radiace (Renssen et al., 2000) nebo změna v cirkulaci atmosféry. Tu mohlo způsobit roztátí Laurentinského a Fennoskandinávského ledovce a následné vytvoření rozsáhlých větrných polí (Wunsch, 2006). Renssen et al., (2015) zkusili namodelovat všechny tři výše zmíněné scénáře, ale ani jeden z nich úplně neodpovídal skutečnosti. Došli tedy k závěru, že příčinou YD byla kombinace těchto tří příčin.

Firestone et al., (2007) přišli s hypotézou, že příčinou YD byl vpád jednoho nebo více mimozemských objektů na planetu. Ty měly dopadnout na Laurentinský ledovec (někde v oblasti dnešních Velkých jezer) přibližně před 12 900 lety, způsobit rozsáhlé požáry a masivní rozptýlení prachu do atmosféry. Prach by snížil sluneční záření dopadající na povrch Země a způsobil tak ochlazení. Tuto hypotézu mnoho vědců považuje za spekulativní. Argumentují názorem, že chemické struktury, které dřívější studie považovaly za důkaz přítomnosti extraterestrického tělesa, byly objevené i v čistě zemských objektech, nebo jejich přítomnost v sedimentech nebyla potvrzena dokonalejšími detekčními přístroji (Pinter et al., 2011).

2.2. Rozdílný průběh YD v různých částech Evropy

Mladší dryas sice byla globální klimatická změna, jeho průběh se ale lišil nejenom na jižní a severní polokouli, ale i na mnohem menších územích. Ve své bakalářské práci o identifikaci a synchronizaci mladšího dryasu v sedimentech evropských jezer (Skurčáková, 2016) jsem se zabývala rozdíly v průběhu YD mezi západní a východní Evropou, a to zejména v teplotách a humiditě.

Existuje poměrně mnoho paleoekologických studií, které identifikovaly mladší dryas v sedimentu, ne všechny se jím však zabývaly tak detailně, aby popsaly rozdílné klimatické fáze. Většina detailních studií ale potvrzuje skutečnost, že v západní Evropě bylo klima v první polovině YD velmi chladné, ale vlhké (oproti předchozímu interstadiálu ovšem pořád sušší), a ve druhé polovině došlo k mírnému oteplení a úbytku srážek. Na začátku holocénu došlo k ještě výraznějšímu oteplení a nárůstu humidity, což umožnilo masivní rozvoj vegetace. Teplotní průběh YD ve východní Evropě byl podobný, lišila se ale humidita, první polovina tohoto stadiálu byla chladnější a suchá, druhá polovina spíše teplejší a vlhčí (ale stále sušší než následující preboreál).

Například Jones, O'Brien, & Coope, (2004) prováděli rekonstrukci teploty podle abundancí brouků uchovaných v sedimentech na ostrově Jersey (Velká Británie). Podle svých výsledků došli autoři k závěru, že první část YD (do 12 420 cal BP) byla chladnější a vlhčí a druhá teplejší a sušší. Ke stejnému závěru přišli i Ammann et al. (2000), kteří se zabývali sedimenty švýcarských jezer Gerzensee a Leysin. Tento teplotní průběh potvrdili i další paleolimnologické studie z Německa, Francie, Norska a Švýcarska (Litt et al., 2001; Magny et al., 2006; Aarnes, Kühl, & Birks, 2012; Lotter et al., 2000). Podobné vlhkostní poměry jsou popsány ve studiích z Francie a Německa (Limondin-Lozouet & Antoine, 2001; Brauer et al., 1999).

Výše popsaný průběh YD ve východní Evropě potvrdili Litt et al. (2001), kteří odebírali sediment z polského jezera Gosciąz. Teploty zjištěné pomocí stabilních kyslíkových izotopů se v druhé polovině YD zvýšily, naopak snížilo se množství pylu suchomilných rostlin. Také Pawlowski et al. (2015) popisují vyšší teploty rekonstruované podle pakomárů a perlooček v sedimentu v pozdější fázi YD. Některé další polské studie upozorňují na velmi rozkolísané dryasové teploty, vlhkostní poměry však odpovídají předchozím výzkumům (Zawiska et al., 2015). Celkově příznivější klimatické podmínky v druhé polovině YD byly potvrzeny i v rumunských Karpatech (Buczko et al., 2012).

Příčinou různého průběhu mladšího dryasu může být rozdílná pozice lokalit vůči Atlantickému oceánu, velkou roli zde pravděpodobně bude hrát kontinentalita podnebí a pohyby oceánských proudů. Zajímavá je poloha České republiky na pomezí mezi západní Evropou s oceánským

podnebím a východní Evropou s kontinentálním podnebím.

2.3. Paleoklimatické rekonstrukce věnující se YD na území ČR

Na rozdíl od jiných částí Evropy (hlavně Skandinávie, Švýcarsko, Polsko a Rumunsko) nejsou v České republice paleolimnologické rekonstrukce příliš běžné. Důvodem bude pravděpodobně malý počet míst, odkud lze odebrat sedimentový profil. Jedná se především o šumavská ledovcová jezera a zazemněná jezera v Třeboňské pánvi, dále některá mrtvá ramena řeky Labe a rašeliniště v severních Čechách.

Ve většině studií zabývajících se (také) obdobím mladšího dryasu je využívána pylová, makrozbytková a geochemická analýza. Například Svoboda et al. (2017) kombinoval paleobotanické (pyl, rostlinné makrozbytky) a archeologické metody (ohořelé dřevo) při výzkumu skalních převisů a rašelinišť v severních Čechách. Mladší dryas popsal jako chladné období, během kterého došlo k zarůstání lokality borovicemi a dalšími stromy, pravděpodobně v důsledku zvláštního mikroklimatu pozorovaných lokalit v Českém ráji.

Jankovská et al. (2017) se věnovala půdnímu sesuvu v Moravské bráně, který vznikl na konci posledního glaciálu a vytvořil tak přírodní archiv. Během YD nad ním vzniklo jezírko, které se na začátku holocénu zazemnilo, což dokládají vrstvy rašeliny a pyl mokřadních rostlin.

Petr et al. (2014) zkoumal sedimenty mrtvého ramena řeky Labe. K mladšímu dryasu přiřadil dvě zóny z pylových diagramů, které se podle něj neliší klimatem, ale změnami koryta řeky. Pro první zónu je typický vysoký obsah Ca a Mg, nižší obsah Fe a S a více organického materiálu. Místo, kde byl odebrán sediment, tedy patřilo do vedlejšího koryta řeky. Podle nárůstu pylů travin a vodních makrofyt v druhé zóně lze vyvodit, že v tomto období na místě vzniklo jezero, které ale rychle zarůstalo a zazemňovalo se.

Jankovská (2006) prováděla palynologický výzkum na sedimentech Plešného jezera na Šumavě, žádnou změnu v pylovém složení podobající se YD však vůbec nepopsala, i když odebrala sedimenty odpovídající stáří.

Nejrozsáhlejší paleolimnologický výzkum byl proveden na bývalém jezeře Švarcenberk v jižních Čechách (Pokorný & Jankovská, 2000; Pokorný, 2002; Hošek et al., 2014; Hošek et al., 2017). Autoři těchto publikací prováděli jak geochemickou analýzu a analýzy pylu a rostlinných makrozbytků, tak i pakomárů. Období mladšího dryasu bylo v pylovém diagramu jasně rozpoznatelné podle snížení množství pylu stromů a nárůstu pylu chladnomilných rostlin (*Artemisia*, *Juniperus*, *Betula nana*, *Gramineae*). Ústup vegetace zapříčinil zvýšenou erozi v povodí, která se projevila zvýšeným obsahem Rb, K a Mg v sedimentu a vyššími hodnotami

magnetické susceptibility. Sediment z tohoto období byl spíše minerogenní, s nižším obsahem P, N a C_{org}. Jezero Švarcenberk bylo v té době oligotrofní s chladnou a čistou vodou, protože v něm byly hojně přítomné řasy *Pediastrum integrum* a *P. boryanum* var *longicorne*. Na chladnější klima během YD ukazuje i pokles teplomilných druhů pakomárů. Zároveň zvýšené množství hlav *Microtendipes pedellus* potvrzuje zvýšenou minerogenní sedimentaci. Autoři publikací se nepokusili o rekonstrukci teploty podle pakomárů v sedimentu, hojné množství pylu *Typha latifolia* ale může napovědět, že minimální červencové teploty nepřesahovaly 12 °C. Z toho autoři usuzují, že YD nebyl typický ani tak celkovým snížením teplot, jako spíš nárůstem kontinentality, a tedy většími teplotními výkyvy (Pokorný, 2000).

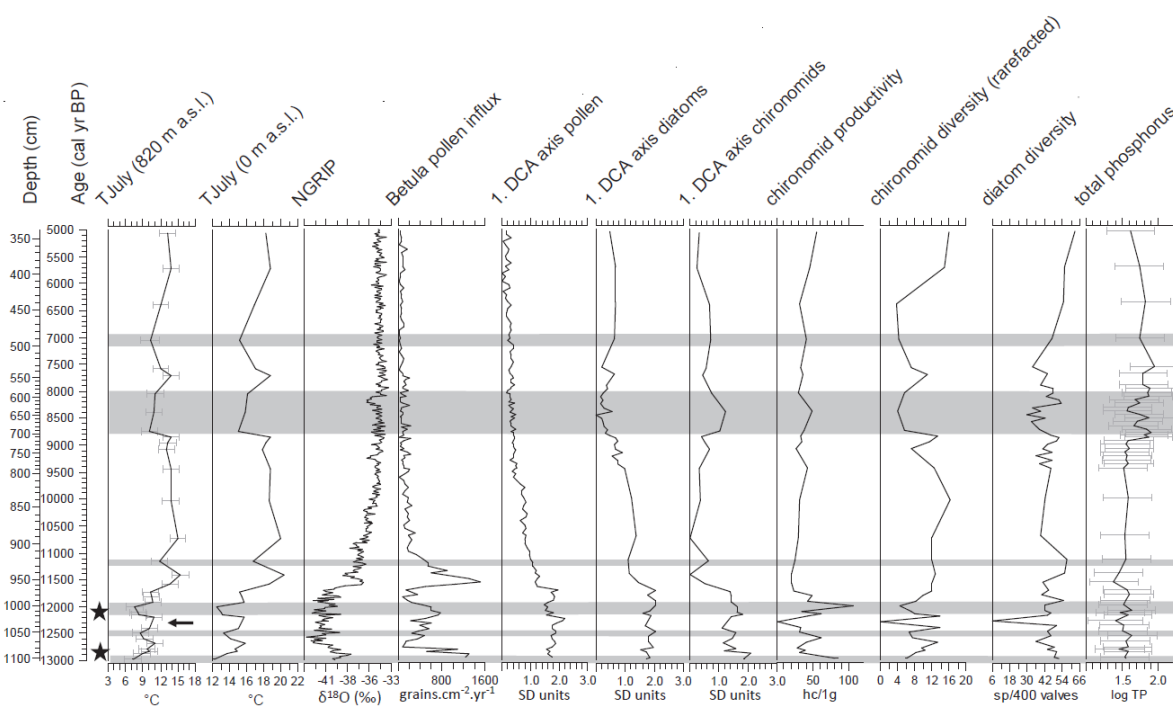
Hošek et al. (2014) a Hošek et al. (2017) popsali dvě různé fáze YD. V první bylo chladnější a vlhčí klima, hladina jezera byla totiž vyšší, což dokazuje nepřítomnost abysální řasy *Scenedesmus* a vyšší hodnoty magnetické susceptibility (snížení hladiny totiž odhalilo usazené sedimenty u břehů a umožnilo jejich odplavení). Pakomáři *Dicrotendipes*, *Endochironomus*, *Glyptotendipes*, *Polypedilus* a *Chaetocladius* ukazují na rozsáhlý litorál s dobře rozvinutou makrovegetací. Klima v druhé fázi YD bylo teplejší a sušší, jezerní hladina byla nižší. Hodnoty magnetické susceptibility, titanu a $\delta^{15}\text{N}$ byly nižší – to všechno ukazuje na vlhčí klima. Vrstvy sedimentu, které odpovídají přibližně polovině YD, byly plné hrubšího písku, v tomto období se tedy zintenzivnila činnost větru.

Na lokalitě Švarcenberk byly dryasové teploty jen přibližně odhadovány, určení konkrétních teplot, přesněji tedy průměrných červencových teplot, nebylo dosud na území ČR provedeno. Pokusili se o to Hájková et al. (2016), kteří se věnovali výzkumu na lokalitě Hypkaňa v pohoří Vihorlat, které je součástí Východních Karpat. I když tato lokalita leží na Slovensku, má srovnatelnou zeměpisnou šířku jako Šumava. K teplotní rekonstrukci použili švýcarsko-norský teplotní model podle Heiriho a kol. (2011), který rekonstruuje průměrnou červencovou teplotu vzduchu (T_{July}) podle přítomných druhů pakomárů. Kromě toho se věnovali i analýze pylu a zelených řas, geochemickému složení sedimentu a rekonstrukci celkového fosforu podle přítomných rozsivek. Mladší dryas popsali jako chladné období, kdy v okolí lokality převažovala stepní vegetace s hojnými druhy *Juniperus*, *Salix*, *Artemisia*, *Ephedra* a čeledmi Gramineae a Chenopodiaceae. Přítomné byly i dřeviny *Pinus* a *Betula*. Křivky obsahu prvků v různých vrstvách sedimentu jsou v oblasti, která odpovídá YD, rozkolísané a celkově vyšší než v ostatních oblastech. Protože se jedná hlavně o prvky Al, K, Ca, Fe, Mn, Rb a Zr, potvrzuje to myšlenku, že v YD převládalo rozkolísané klima a zvýšená eroze.

Teplota v YD se podle modelu pohybovala mezi 7–11 °C (Obr.1.2.). Sedimentový profil zasahoval až do hloubky odpovídající stáří 13 050 let BP (konec Allerödu), kdy se teploty

pohybovaly mezi 6,9 – 7,3 °C. Na začátku YD (12 850 – 12 600 let BP) se teploty mírně zvýšily (9,2 – 11 °C), kolem roku 12 500 BP klesly na 8,5 °C. Mezi 12 400 – 12 200 BP teplota opět mírně stoupla na 10,1 – 10,9 °C, a zase klesla na 7,6 °C kolem roku 12 00 BP. Oteplení začalo ještě před koncem YD, kolem 11 900 BP se teploty pohybovaly kolem 10,8 °C a dále prudce stouply až k 15,5 °C na začátku holocénu (11 400 BP).

Autoři studie se domnívají, že v obdobích zvýšené teploty docházelo k poklesu vodní hladiny jezera, protože planktonní rozsivky byly nahrazeny malými bentickými druhy. Kolem roku 12 300 BP jezero dokonce úplně vyschlo, přítomný byl totiž pouze jeden druh pakomára – (semi)terestrický *Limnophyes*. Od 12 200 BP bylo jezero obnoveno, v sedimentu se kromě terestrických druhů objevily i druhy vodní, a to ty, které upřednostňují chladné a oligotrofní vody. Hladina sice stoupala, jezero však bylo stále mělké než před jeho vyschnutím. Kolem 12 000 BP hladina opět mírně poklesla a jezero mělo dobře vyvinuté litorály plné makrofyt, jak autoři usuzují z přítomnosti druhů pakomárů vázaných na vodní rostliny. (Hájková et al., 2016)



Obr. 2.1. Teploty rekonstruované podle subfossilních pakomárů ze slovenské lokality Hypkaňa (Hájková et al., 2016)

Paleoklimatické rekonstrukce podle sedimentů z českých lokalit, obzvláště ty, které se zabývají mladším dryasem, tedy nejsou vůbec časté a studie, které by se pokoušely rekonstruovat teplotu a humiditu, úplně chybí. Zdá se, že šumavská jezera by mohla tuto mezeru ve znalostech o minulosti naší krajiny pomoci zaplnit.

2.4. Pakomáři v paleoklimatických rekonstrukcích

2.4.1. Obecná charakteristika

Čeleď	Podčeleď	Tribus
<i>Chironomidae</i>	<i>Chironominae</i>	<i>Chironomini</i>
		<i>Tanytarsisni</i>
		<i>Pseudochironomini</i>
	<i>Orthocladinae</i>	<i>Orthocladini</i>
		<i>Corynoneurini</i>
		<i>Metriocnemini</i>
	<i>Tanypodinae</i>	<i>Tanypodini</i>
		<i>Pentaneurini</i>
		<i>Procladini</i>
		<i>Macropelopiini</i>
	<i>Diamesinae</i>	<i>Diamesini</i>
	<i>Prodiamesinae</i>	<i>Prodiamesini</i>
	<i>Podonominae</i>	<i>Podonomini</i>

Tab. 2.1. Zjednodušená taxonomie čeledi *Chironomidae* (podle biolib.cz)

Pakomáři (čeleď Pakomárovití, Chironomidae, patřící do třídy Insecta) jsou jednou z nejčastěji využívaných skupin organismů v paleoklimatických rekonstrukcích. Mají totiž několik vlastností, které z nich činí skvělé indikátory různých faktorů životního prostředí. Jejich larvy žijí téměř ve všech typech vodních habitatů, od mokřadů přes litorál a profundál jezer až k mořskému pobřeží. Většinou se zdržují u dna, a to ve velkých populačních hustotách, proto lze i v několika málo gramech sedimentu najít desítky i stovky jejich hlavových kapsul. Jejich červovité tělo je měkké a málo sklerotizované, ale jejich hlava má silnou chitinovou kutikulu, která v sedimentu vydrží i několik tisíc let. Kapsuly zůstávají zachovány v poměrně dobrém stavu, podle nich lze určit jednotlivé jedince do rodů, někdy i do druhů. Jednotlivé druhy mají úzké ekologické optimum, proto jejich přítomnost ukazuje na poměrně konkrétní podmínky prostředí. V sedimentu také obvykle žije několik druhů pohromadě a jejich společenstvo se mění i při malých environmentálních změnách. Protože mají krátký životní cyklus (i několik generací do roka), reagují na tyto změny velmi rychle. Dospělci pakomárů jsou navíc dobří letci, proto se dokáží rychle přemístit na lokality s příznivějšími podmínkami (Birks, 2003).

O tom, z jakých druhů se bude skládat společenstvo pakomárů na konkrétní lokalitě, rozhoduje několik environmentálních faktorů. Jedná se především o teplotu vody a vzduchu, pH vody a její salinita a chemické složení, hloubka vody a typ substrátu na jejím dně, obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě a jeho dostupnost u dna, typy a množství potravy (Brooks, 2007).

Lotter et al. (1997) zjišťovali vztah různých skupin vodních organismů žijících v jezerech švýcarských Alp k různým faktorům prostředí (teplotní a srážkové poměry, chemické složení vody, její pH a konduktivita, typ podloží jezera a využití krajiny v jeho okolí). Ke zhodnocení vztahů použili série kanonických korespondenčních analýz (CCA). Podle jejich výsledků jsou pakomáří společenstva nejvíce ovlivňována nadmořskou výškou a průměrnou letní teplotou vzduchu. Walker, (1991) za hlavní faktor ovlivňující pakomáry kanadských jezer považuje letní teplotu vodní hladiny. Tito autoři jsou také průkopníky kvantitativních paleorekonstrukcí teploty podle pakomárů z jezerních sedimentů.

2.1.1. Kvantitativní rekonstrukce teploty

Kvantitativní odhady paleoteploty jsou v dnešní době hojně využívány, protože vedou ke konkrétním hodnotám, které je možné porovnat s dnešními teplotami. Existuje mnoho studií, které se snaží odvodit tento parametr ze společenstev různých organismů, nejčastěji využívanou skupinou jsou však právě pakomáři.

Tvorba modelu, který by teploty odvodil, se skládá z několika kroků, z nichž prvním a také nejdůležitějším je vytvoření kalibračního datasetu. Jedná se o databázi několika desítek až stovek jezer a v nich žijících druhů pakomárů. Obvykle se vybírají jezera z jedné oblasti (např. východní Kanada, Skandinávie), která zahrnují široký teplotní gradient – leží v různých klimatických oblastech a liší se svojí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou. Musí však mít co nejmenší variabilitu v ostatních proměnných prostředí, jako je hloubka, pH, koncentrace fosforu ve vodě atd. Z jezer se odeberou vrchní vrstvy sedimentu, které představují recentní (několik let) druhové složení společenstva pakomárů, kdy je zachována úroveň determinace, neboť se v těchto vrchních vrstvách identifikují hlavové kapsule, nikoli živé organismy. Zároveň se změří teplota vody nebo vzduchu. Tím se získají teplotní rozmezí, ve kterých se v dané oblasti jednotlivé druhy vyskytují (Brooks, 2001).

Na tento kalibrační data set se aplikují různé regresní a kalibrační techniky, jimiž je stanoven vztah mezi druhovým složením společenstva a parametry prostředí, tzv. transfer function, transferová funkce. Ta je pak základem kvantitativních modelů. Pro jeden kalibrační dataset se obvykle vytvoří více modelů, každý pomocí jiné statistické metody, a následně se zjišťuje jejich kvalita. Jednou z metod určujících přesnost modelu je tzv. leave-one-out cross-validation. Při ní se z modelu vypustí hodnota teploty jednoho jezera, která se následně tímto ochuzeným modelem zkouší rekonstruovat. Čím menší je pak rozdíl mezi predikovanou a skutečně naměřenou teplotou, tím je model kvalitnější. Dobrý model je charakterizován vysokým koeficientem determinace (coefficient of determination, r^2), nízkou střední a maximální chybou

průměru (mean and maximum bias) a nízkou střední kvadratickou odchylkou (root mean square error of prediction, RMSEP). Pomocí takového teplotního modelu je možné rekonstruovat minulou teplotu podle pakomářích společenstev i několik tisíc let starých (Brooks, 2001).

První teplotní model vytvořil Walker, (1991) na základě kalibračního datasetu 24 jezer v Québecu v Kanadě, později ho rozšířil o dalších 39 jezer (Walker et al., 1997). Oba modely operovaly s teplotou vody u hladiny měřenou v době odběru sedimentu, nešlo tedy o žádnou průměrnou hodnotu. I přesto byl model poměrně přesný. Na stejném principu pracuje i model podle (Olander, 1997) který byl vytvořen podle datasetu 30 finských jezer.

Jmenované modely však měly poměrně velkou RMSEP, a proto se objevila snaha o jejich zlepšení. Jednalo se především o zvětšení databáze jezer, které by zvětšily teplotní gradient, dále zpřesnění determinace pakomářů, pokud možno až na úroveň druhů, a použití průměrných červencových teplot místo jednorázového odečtu teploty vody při odběru sedimentu (Brooks, 2001).

Modernější modely používají většinou červencovou teplotu vzduchu – průměr za posledních 30 let – z meteorologické stanice, která je nejbliž konkrétnímu jezeru. Jsou vytvořeny na základě datasetů jezer z Norska (Brooks, 2001), Finska (Olander et al., 1999), Švédska (Laroque, 2001), Švýcarska (Lotter et al., 1997), Kanady (Kurek et al., 2014) a severovýchodního Ruska (Nazarova et al., 2011). Existuje dokonce i australský teplotní model, který používá místo průměrné červencové teploty teplotu únorovou (Chang et al., 2017). Pro přesnější rekonstrukce teploty bývají kalibrační datasety z různých oblastí spojovány, zahrnují pak více jezer a pokrývají širší teplotní gradient. Vznikl tak spojený norsk-islandský dataset (Holmes et al., 2011), norsk-švýcarský dataset (Heiri et al., 2011) a ruský dataset zahrnující jezera ze západního i východního Ruska včetně Kamčatky (Nazarova et al., 2014). Laroque-Tobler et al. (2011) popsali ještě další způsob rekonstrukce teploty podle pakomářích společenstev v sedimentu. Jedná se o tzv. calibration-in-time, teplotní model se na rozdíl od výše popsaného způsobu vytvoří podle různých vrstev sedimentu z jednoho jezera, jejichž stáří je známo. Jednotlivá společenstva pakomářů porovnávali s příslušnými historickými daty – průměrnou červencovou teplotou naměřenou na blízké meteorologické stanici, která tyto hodnoty měří už od roku 1864 n. l. Tento model je podle autorů možné používat tam, kde není k dispozici model pracující se společenstvy pakomářů z různých jezer podél teplotního gradientu, ovšem jen u sedimentů takového stáří, pro které existují historické záznamy teplot. Na stejné vrstvy sedimentu aplikovali i klasický teplotní model (tzv. calibration-in-space) a zkontrolovali tak přesnost tohoto modelu. Teploty naměřené meteorologickou stanicí spadaly do intervalů rekonstruovaných teplot. Autoři studie se domnívají, že pakomáři jsou dostatečně

citliví i na drobné teplotní výkyvy, a proto se mohou používat při rekonstrukcích nejenom výrazných klimatických změn, jako je mladší dryas, ale i ke změnám menšího rozsahu, k jakým docházelo v průběhu holocénu (Larocque and Hall, 2002).

2.4.2. Rekonstrukce dalších environmentálních podmínek

Někteří autoři se však domnívají, že teplota není hlavním nebo jediným faktorem, který určuje složení pakomářího společenstva na konkrétní lokalitě. Například Medeiros et al. (2015) došli k závěru, že druhy pakomárů přítomných v sedimentu jsou ovlivněny také množstvím rozpuštěného organického uhlíku a celkového dusíku ve vodě, a proto mohou být teplotní rekonstrukce silně zkreslené, zejména ve více produktivních jezerech. Navrhují proto, aby se před samotným aplikováním teplotního modelu nejprve otestovala citlivost sedimentu k výše uvedeným parametrům.

Wilson et al. (2004) upozornili na další možné faktory prostředí, které výrazně ovlivňují pakomáří společenstva. Patří k nim především obsah organické hmoty a celkového fosforu v sedimentu a teplota vody u dna, které úzce souvisí s hloubkou vody a produktivitou jezera. K podobným výsledkům došli i Brooks et al. (2001), kteří s pomocí CCA analýzy určili za faktory mající největší vliv na přítomné druhy pakomárů celkový fosfor (největší příspěvek – 29 %), rozpuštěný kyslík měřený u dna jezera, maximální hloubku jezera, průhlednost vody měřenou Secchiho deskou a povrchovou teplotu vody. Až na poslední zmíněný parametr souvisí všechny s produktivitou jezera, která je závislá hlavně na obsahu dusíku a fosforu, který bývá ve vodních ekosystémech limitující. Proto autoři vytvořili model, pomocí kterého lze rekonstruovat celkový fosfor na základě fosilních pakomárů, a tedy i vyvodit, jak se měnila produktivita jezera v průběhu let. Pro stejné účely se často využívají také rozsivkové modely.

K rekonstrukci paleoproduktivity slouží i tzv Benthický index kvality (Wiederholm, 1980), který využívá 7 rodů profundálních pakomárů. Situace v profundálu je však silně ovlivněna také hloubkou jezera a charakterem sedimentu, rekonstrukce tedy nebývají přesné a index se v dnešní době už moc nepoužívá (Brodersen and Quinlan, 2006).

Některé druhy pakomárů jsou schopné žít v profundálu hlubokých nebo eutrofních jezer, kde je koncentrace kyslíku rozpuštěného ve vodě velmi nízká. Jejich hemolymfa totiž obsahuje hemoglobin, který zajišťuje hospodárnější využití kyslíku v jejich těle. Tyto druhy jsou pak schopné přežít nějaký čas dokonce i v úplné anoxii. Pakomáři jsou tedy poměrně hodně citliví na množství kyslíku v hypolimniu, proto se jeví jako vhodná skupina organismů pro rekonstrukce změn kyslíkových režimů v jezerech. Quinlan et al. (2001) považují koncentraci

hypolimnetického kyslíku na konci léta za parametr prostředí nejvíce ovlivňující druhové složení pakomárů v jezerech východní Kanady. Na základě tohoto zjištění vytvořili model schopný rekonstruovat tento parametr podle přítomnosti různých taxonů pakomárů v sedimentu. Je ale možné, že změny v druhovém složení těchto bezobratlých jsou spíše reakcí na výskyt toxických látek vytvářejících se v důsledku anoxického prostředí (např. H_2S), než přímo na koncentraci kyslíku (Brodersen and Quinlan, 2006).

V některých částech světa je vývoj pakomárů kontrolován hlavně salinitou, hlavně v aridních oblastech. Účinnost jejich osmoregulace je totiž silně závislá na obsahu rozpuštěných iontů ve vodě. Modely, které by odvozovaly konkrétní hodnoty konduktivity (která vyjadřuje salinitu) podle taxonů pakomárů přítomných v sedimentech, byly vytvořeny především podle kalibračních datasetů z jezer východní Afriky (Eggermont, Heiri, & Verschuren, 2006, Dirk Verschuren, 2004). Aplikace těchto modelů na konkrétní africké sedimentové profily může pomoci při získávání informací o přirozených srážkových cyklech v oblastech, kde je znalost místních klimatických poměrů základní podmínkou k přežití (Verschuren et al., 2000).

O tom, že salinita má vliv na společenstva pakomárů i v boreálních oblastech, svědčí výzkum Walkera et al. (1995). Zjistili, že druhové složení tohoto vodního hmyzu je v jezerech Britské Kolumbie v Kanadě silně závislé na salinitě, koncentraci stroncia a fosforu ve vodě.

Pakomáři jsou v paleoklimatických rekonstrukcích hojně využíváni, zejména při kvantitativních rekonstrukcích průměrné červencové teploty vzduchu. Tím mohou doplňovat další skupiny organismů, které jsou indikátory jiných environmentálních podmínek.

Co se týče mladšího dryasu, jsou známy kvantitativní rekonstrukce teploty z různých částí Evropy, a to především z Norska (Brooks & Birks, 2000, Birks et al., 2012), Švýcarských Alp (Ilyashuk et al., 2009), Francouzských Pyrenejí (Millet et al., 2012) a Polska (Płóciennik et al., 2011).

2.4.2. Interpretace geochemických proxy

Pro paleoenvironmentální rekonstrukce se využívá mnoho různých geochemických proxy. Jejich výhodou je poměrně snadné stanovení, ať už hmotnostní spektrometrií nebo metodou XRF (X-ray Fluorescence). Stanovují se buď samotné prvky, nebo jejich poměry, v současné době se také čím dál více dostávají do popředí izotopové analýzy zjišťující poměry izotopů biogenních prvků. V následujícím textu jsou stručně popsány procesy, které ovlivňují naměřené hodnoty geochemických proxy použitých v této práci.

C/N

Meyers and Lallier-Vergès, (1999) se zabývali poměrem organického uhlíku a dusíku v různých druzích biomasy a zjistili, že organická hmota pocházející z fytoplanktonu, vykazuje velmi nízké (< 10) hodnoty C:N, OM z terestrických C3 rostlin naopak vysoké (> 20) hodnoty. Z tohoto zjištění lze usuzovat na autochtonní (tedy převážně fytoplankton) nebo allochtonní (převážně vyšší terestrické rostliny) původ organické hmoty v sedimentu. Pokud se hodnoty C:N pohybují mezi 10 a 20, OM je smíšeného původu a pochází jak z fytoplanktonu, tak z vyšších rostlin.

Mn/Fe

Poměr těchto prvků často využívaný k rekonstrukci paleo-redoxních podmínek využívá přeměny oxidovaných forem železa a manganu ve dvojmocné formy v redukčním prostředí (obvykle v anoxickém hypolimniu). Železo se redukuje mnohem snáz a dvojmocné železnaté kationy jsou mnohem méně stálé než kationty manganaté (Davison, 1993). V anoxickém prostředí u dna, kde se vyskytují rozpuštěné dvojmocné kationty těchto prvků, se Fe^{+2} sráží na FeCO_3 nebo v těchto podmínkách častěji na FeS_2 a ukládá se v sedimentu. Jeho množství je v něm tak vůči manganu větší (Mn se sráží pouze na MnCO_3), poměr Mn/Fe tedy v anoxickém prostředí klesá (K A Koinig et al., 2003).

$\delta^{13}\text{C}$

Poměr stabilních izotopů uhlíku ($\delta^{13}\text{C}$) v jezeře ovlivňuje několik procesů. Jedním z nich je utilizace uhlíku při fotosyntéze, kdy rostliny upřednostňují lehčí ^{12}C a jejich biomasa je pak ochuzená o ^{13}C (má více záporný $\delta^{13}\text{C}$). Stejně ochuzený je i sediment, ve kterém se tato organická hmota ukládá. Různé rostliny mají různé strategie utilizace uhlíku, proto se jejich biomasa vyznačuje jinými hodnotami $\delta^{13}\text{C}$ (Torres et al., 2012).

Pokud je však ve vodním sloupci nedostatek rozpuštěného CO_2 , rostliny jsou nuceny přijímat i těžší izotop ^{13}C a jejich biomasa pak dosahuje vyšších (méně záporných) hodnot. K tomu může dojít ze dvou různých důvodů, prvním z nich je vysoká primární produkce a velká konkurence vodních rostlin o rozpuštěné formy uhlíku. Druhým důvodem může být hydrologická izolace jezera, kdy je omezen přísun vody bohaté na CO_2 z přítoků. Systém pak není doplňován o lehké izotopy uhlíku a rostliny jsou nuceny přijímat i těžší izotop. (Meyers and Lallier-Vergès, 1999). Druhým mechanismem frakcionace je methanogeneze za anoxických podmínek. Metanogenní bakterie zpracovávají už tak izotopicky ochuzenou organickou hmotu, která na dno spadá

z epilimnia a která může dosahovat hodnot -70 ‰. Metanogeneze způsobuje snížení $\delta^{13}\text{C}$ o 16 až 30 ‰, výsledná biomasa metanogenních bakterií v anoxických podmínkách může klesat až k -90 ‰ (Meyers, 2003; Meyers and Lallier-Vergès, 1999; Thevenon et al., 2012).

Teranes and Bernasconi, (2005) sestavili tzv. Mixing model, díky kterému lze odhadnout příspěvek metanogenních bakterií k celkovému množství organické hmoty v sedimentu. Vycházeli z předpokladu, že $\delta^{13}\text{C}$ průměrné biomasy fytoplanktonu je přibližně -27 ‰ a chemoautotrofní biomasy asi -45 ‰. Podle hodnot $\delta^{13}\text{C}$ naměřených v hypolimniu lze tímto modelem určit příspěvek těchto různých organismů s rozdílnými potravními strategiemi k celkovému obsahu OM v sedimentu. Hypolimnium, které se v období letní stratifikace skládá z chemoautotrofních (35 %), metanotrofních (10 %) a autotrofních (55 %) organismů, má $\delta^{13}\text{C}$ přibližně -27 ‰. Pokud jsou však naměřené hodnoty nižší (např. -30 ‰), je zřejmý vysoký příspěvek metanogenních bakterií v důsledku alespoň částečně anoxických podmínek.

$\delta^{15}\text{N}$

Standardem pro měření podílu izotopů dusíku je vzduch, který tedy z principu vykazuje $\delta^{15}\text{N} = 0$. Většina procesů běžných v jezeře spojených s koloběhem dusíku diskriminují ve prospěch lehčího ^{14}N , proto jsou měřené hodnoty $\delta^{15}\text{N}$ obvykle kladné. Velmi běžným procesem v jezerech je fixace N_2 sinicemi, který tento prvek získávají ze vzduchu. Jejich biomasa proto obsahuje stejný izotopový poměr jako vzduch (tedy 0 ‰ v porovnání se standardem). Čím víc je tedy v sedimentu obsaženo biomasy sinic, tím nižších hodnot $\delta^{15}\text{N}$ dosahuje (Das et al., 2008; Hodell and Schelske, 1998).

U všech ostatních biologických procesů spojených s dusíkem dochází k mnohem větší frakcionaci a upřednostňování lehčího ^{14}N před těžším ^{15}N . Například nitrifikace zvyšuje hodnoty $\delta^{15}\text{N}$ o 15 až 35 ‰, zatímco denitrifikace o 28 až 33 ‰ (Šantrůček and Šantrůčková, 2014). Při tom platí, že čím více je pro daný proces využitelné formy dusíku, tím je frakcionace intenzivnější. Pokud ale v systému dochází k limitaci dusíkem, organismy jsou nuceny přijímat také těžší izotop ^{15}N a jejich biomasa je pak o něj obohacená ($\delta^{15}\text{N}$ je vyšší) (Hodell and Schelske, 1998). Interpretaci tohoto proxy ztěžuje fakt, že některé látky, které vyjdou z biologického procesu spojeného s izotopovou frakcionací jako produkty metabolismu, se mohou stát substrátem pro proces jiný, případně v půdě nebo sedimentu zůstat. Jeho celkové složení se tak nemusí příliš měnit i při vysoké biologické aktivitě.

Tyto procesy probíhají jak ve vodních ekosystémech, tak v půdě, kde dochází k přednostnímu zpracovávání organických látek tvořených lehčím izotopem. Výsledné produkty (např. NO_3^-)

jsou vodou odplavovány a půda tak zůstává izotopicky těžší. Platí pravidlo, že čím starší je daná půda, tím vyšší hodnoty $\delta^{15}\text{N}$ v ní bývají naměřeny (Šantrůček and Šantrůčková, 2014).

Wolfe et al., (2003) upozorňuje na důležitost těchto půdních procesů i v limnologii – do vody bývají z půd v povodí obvykle splachovány o těžký izotop ochuzené látky, které snižují celkové $\delta^{15}\text{N}$ sedimentu.

Jak bylo výše zmíněno, typické izotopové složení sinic je 0 ‰. Biomasa terestrických rostlin kolísá mezi 0 a 1 ‰, protože je v poměrně intenzivním kontaktu se vzdušným dusíkem. Oproti tomu biomasa ve vodě rostoucích rostlin (jak vyšších, tak řas), dosahuje hodnot $\delta^{15}\text{N}$ 7 až 10 ‰ (Meyers and Lallier-Vergès, 1999).

3. Metodika

3.1. Popis lokality

Šumava je jedním z nejvyšších českých pohoří, jejím nejvyšším vrcholem je Plechý (1 378 m n.m.). Rozkládá se na hranicích České republiky a Spolkové republiky Německo. Území je biologicky i geologicky velmi cenné, proto je většina území chráněna formou národního parku (na německé straně je to NP Bavorský les, na české pak NP Šumava), případně formou chráněné krajinné oblasti (CHKO Šumava). Celý systém tak tvoří jedno z největších bilaterálních chráněných území Evropy. Černé jezero spadá do NPR Černé a Čertovo jezero, která leží uvnitř CHKO Šumava.

Pohoří je součástí geomorfologické provincie Česká vysočina, spolu se Šumavským podhůřím tvoří celek Šumavská hornatina (Babůrek, 2001). Geologicky je budováno hlavně dvěma geologickými jednotkami – moldanubikem a moldanubickým plutonem. První z nich je tvořen různě silně metamorfovanými horninami, mezi kterými převládají pararuly a migmatity, druhý se skládá z několika žulových masivů. Tyto horninové komplexy byly stmeleny během variského vrásnění v mladším paleozoiku a následně erodovány a zarovnávány až do miocénu. Poměrně zploštělé pohoří bylo potom rozlámáno a vyzdviženo během alpínského vrásnění. Zdvih pokračuje ještě dnes, proto je na Šumavě poměrně málo sedimentových hornin. Jedná se především o kvartérní uloženiny, např. rašeliny, svahové uloženiny a sedimenty ledovcového původu) (Babůrek a kol., 2007, Chlupáč a kol., 2002).

Na většině území Šumavy převládají kambizemě (do 800 m n.m.), kryptopodzoly (800 – 1 200 m) a podzoly (nad 1 200 m). Na suťových svazích a exponovaných vrcholech se vyskytují rankery, na rašeliništích pak organozemě. Půdní reakce je většinou kyselá díky kyselým půdotvorným substrátům (Plán péče CHKO Šumava).

Podle Quittovy klasifikace spadá území Šumavy do chladné klimatické oblasti kategorií CH4, CH6 a CH7 (Quitt, 1975). Průměrné roční teploty se pohybují mezi 3 a 6 °C v závislosti na nadmořské výšce. Pohoří leží na hranici mezi kontinentálním a oceánským klimatem. Roční úhrn srážek je v rámci ČR nadprůměrný, na návětrné straně hor dosahuje až 1300 mm. Délka vegetačního období je přibližně 150 dní (Strnad in Anděra and Zavřel, 2003).

Na území Šumavy lze nalézt čtyři typy zonálních vegetačních jednotek, jsou to acidofilní doubravy, květnaté bučiny a jedliny, acidofilní horské smrkové bučiny a v nejvyšších polohách (nad 1 200 m n. m.) i klimaxové smrčiny. Na podmáčených stanovištích se vyskytují azonální společenstva rašelinišť a slatinišť, významné jsou i lokality suťových strání a ledovcových karů se společenstvy suťových lesů a borovice kleče a také šterbinovou vegetací silikátových skal a

drolin. Pro Černé jezero je typický submerzní porost šidlatky jezerní (*Isoëtes lacustris*) (Rozbory Chráněné krajinné oblasti Šumava, Správa CHKO Šumava).

Během pleistocenního zalednění Šumavu pokrývalo 11 ledovců. Po ústupu zalednění se v jejich karech zahrazených čelní morénou vytvořilo 10 ledovcových jezer. Některá z nich byla v průběhu holocénu zazemněná, do dnešní doby jich zbylo pouze 8, jezera Laka, Černé, Čertovo, Prášílské a Plešné na české straně a Rachelsee, Grosser Arbersee a Kleiner Arbersee na straně německé.

Černé jezero je největším jezerem České republiky, jeho vybrané charakteristiky jsou shrnuty v tab. č.1. Jeho přesné stáří není známo, pravděpodobně však bude podobné jako stáří Prášílského jezera, jehož nejmladší moréna byla datována do období 13.7 ± 1.3 ka BP (Mentlík et al., 2013).

Rozloha	Nadm. výška	Max. hloubka	Průměrná hloubka	Objem	Velikost povodí*	Úmoří
18,79 ha	1 007,5 m	40,1 m	15,6 m	2,9 mil. m ³	1,286 km ²	Severní moře

Tabulka č. 3.1. Vybrané charakteristiky Černého jezera (Šobr and Janský, 2016).

*Plán péče o NPR Černé a Čertovo jezero

Jezerní kar stupňovitého charakteru je tvořen svorovými stěnami, které se zvedají až 320 m nad hladinu. Díky jejich strmosti na nich často dochází k řícení. Jezero je poměrně hluboké, Šobr a Janský (2016) zjistili nejvyšší naměřenou hloubku v blízkosti jezerní stěny 40,1 m. Jedná se o dimiktickou vodní nádrž, k míchání vody dochází na jaře a na podzim. Jezero je oligotrofní, Nedbalová et al., (2006) uvádí koncentraci celkového fosforu ve směsném vzorku 1,6 µg.L⁻¹. (měřeno 0,5 m pod hladinou).

V 2. polovině 20. století došlo v důsledku rozsáhlých emisí oxidů síry a dusíku k masivní acidifikaci všech šumavských jezer. Některá z nich už se zotavila, byl obnoven jejich uhličitánový systém, Černé jezero se ale stále považuje za chronicky acidifikované a na obnovu svého chemismu teprve čeká (Nedbalová et al., 2006).

Vodu z jezera odvádí Černý potok, který ústí do řeky Úslavy patřící do úmoří Severního moře. Okolo koryta potoka je několik morénových valů, které byly nahnuty při ústupu ledovce. Prohlubně mezi valy jsou vyplněny mělkými rašeliništi (Vočadlova, 2011).

Informace i průměrných ročních i měsíčních teplotách v regionu lze převzít z meteorologické stanice Churáňov (nadm. výška 1 117 m), kterou provozuje Český hydrometeorologický ústav.

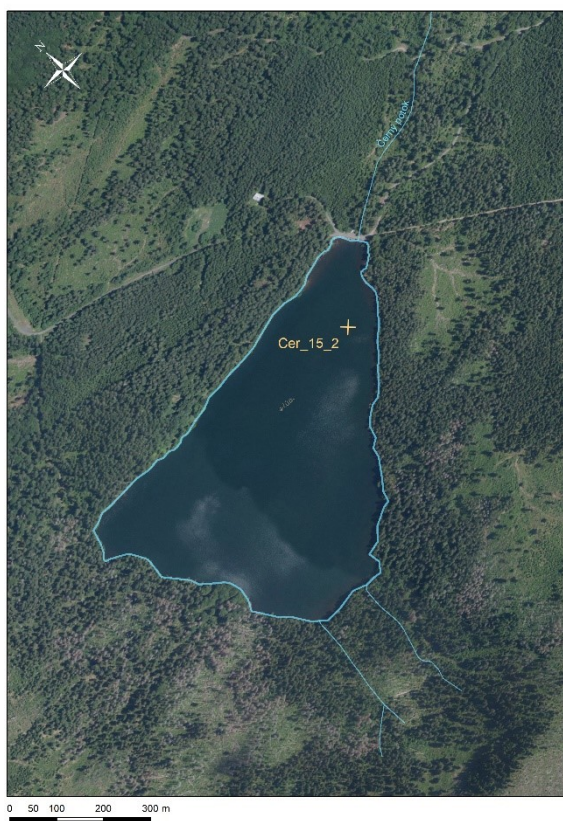
Dlouhodobý (1961-1990) roční průměr je zde 4,2 °C, dlouhodobý měsíční průměr za červenec 12,9 °C. K dispozici je také aktuálnější průměrná červencová teplota za rok 2018 (14,7 °C). Stanice Churáňov však leží přibližně 40 km od Černého jezera, kde, vzhledem k vyšší nadmořské výšce, budou průměrné teploty nepochybně odlišné.

Turek et al., (2014) se pokusili o modelaci teplot přímo u Čertova a Prášilského jezera. Černé jezero je situované v těsné blízkosti jezera Černého, proto lze pro účely této práce použít modelované teploty pro Čertovo jezero. Základem pro tento teplotní model byla dlouhodobá měření meteorologických stanic Churáňov (od r. 1961) a Hohenpeissenberg v Bavorsku (od 1781), která byla převedena na nadmořskou výšku a klimatické podmínky šumavských jezer. Modelovaný dlouhodobý průměr roční teploty byl stanoven na 13,3 °C (podle datové řady z Churáňova) a na 12,9 °C (podle datové řady z Hohenpeissenbergu).

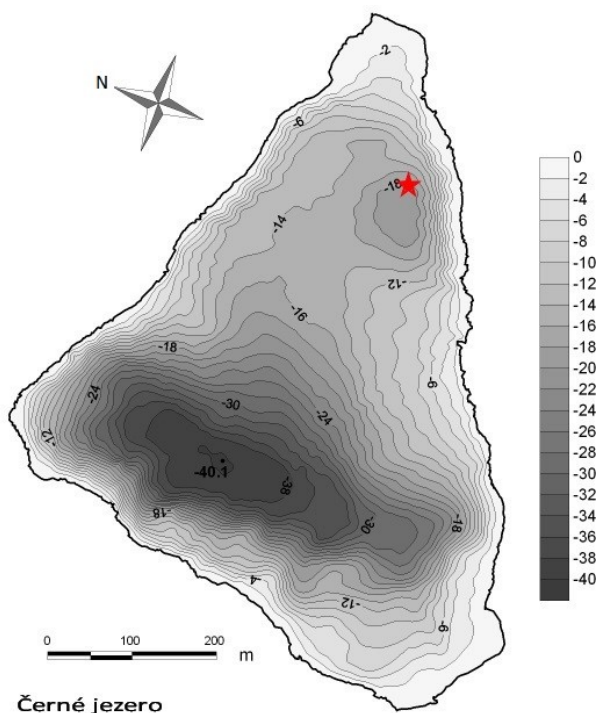
Dlouhodobý průměr (1961–1990) ročního úhrnu srážek je na churáňovské meteorologické stanici 1091 mm za rok. V Plánu péče o NPR Černé a Čertovo jezero se uvádí, že na čelní morénu Černého jezera spadne ročně 1 431,8 mm srážek.

3.2. Odběr sedimentového profilu

Profil byl odebrán v srpnu roku 2015 výzkumným týmem docenta RNDr. Petra Kuneše, Ph.D. ze dna Černého jezera. Přesné souřadnice místa jsou 49.18035 N, 13.18538 E (Obr. 3.1.). Jak je vidět z batymetrické mapy (Obr.3.2.), sedimentový profil nebyl odebrán z nejhlubšího místa jezera, jak je při podobných studiích obvyklé. Jihozápadní karová stěna je totiž velmi prudká a dochází na ní k sesuvům, které narušují souslednost sedimentů. Odběrové místo bylo tedy přesunuto do dnové prohlubně v severovýchodní části jezera. Hloubka v tomto místě dosahovala 17,1 m.



Obr. č. 3.1. Černé jezero, jeho přítoky a odtoky. Křížek značí místo odběru sedimentového profilu. Mapový podklad © Český úřad zeměměřický a katastrální, www.cuzk.cz



Obr. č. 3.2. Batymetrická mapa Černého jezera. Červená hvězdička značí místo odběru sedimentového profilu (Jiří Kopáček, nepublikovaná data).

Profil byl odebrán pomocí Russian peat coreru s délkou odběrové komory 1,5 m. Toto odběrové zařízení se primárně používá k odběru rašeliny, ale lze ho využít i k odběru jezerních sedimentů do 20 m hloubky. Komora coreru byla pomocí vodících tyčí spouštěna z plovoucí plošiny ukotvené nad odběrovým místem do požadované hloubky. Do sedimentu byla zatlačena nejprve lidskou silou, v hlubších částech pak pomocí „kladiva“ (těžkého válce s otvorem uprostřed), které bylo opakovaně spouštěno po vodících tyčích na zatlukací plošinku. Následně se komora obtočila kolem otočného čepu a vyřízla tak ze sedimentu půlválec. Corer byl pak vytažen zpět na plošinu. Tímto způsobem se odebraly tři 1,5m úseky (drives) tak, aby se každý překrýval s předchozím o 0,5 m a mohlo tedy dojít ke vzájemné korelaci. V této práci byly zpracovány vrstvy sedimentu z prostředního úseku (kód CER-15-2 (2)) z hloubky 1948 až 1999 (měřeno od vodní hladiny).



Obr. 3.3. Drive CER-15-2 (2). Foto P. Kuneš



Obr. 3.4. Detail spodní části drivu CER-15-2 (2). Zřetelná změna z hnědé humózní horní části na šedou více anorganickou spodní část. Foto P. Kuneš

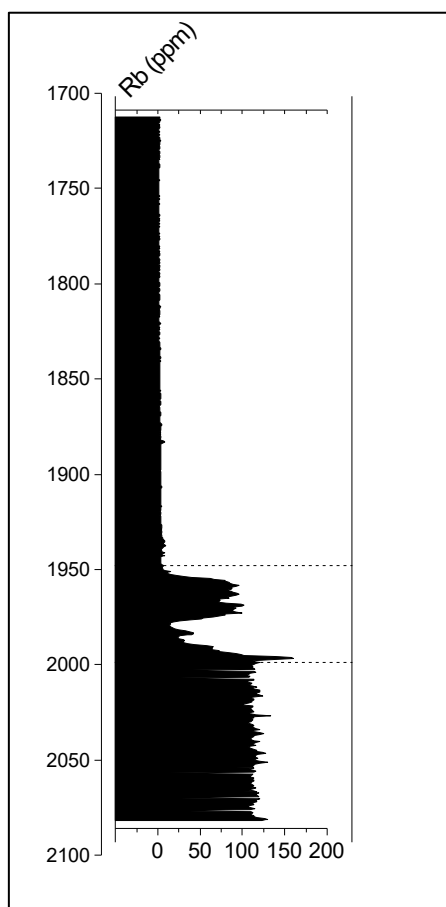
Po vytažení z vody byl profil vyjmut z odběrové komory a zdokumentován (Obr.3.3. a 3.4.) Poté byl nařezán na 0,5cm plátky, zvážen, zabalen do plastových sáčků a uchováván v lednici. Pro nahrazení svrchní zvodnatělé části profilu a zajištění správné souslednosti vrstev byly v těsné blízkosti odběrového místa 2 krátké profily, a to pomocí gravitačního coreru, který se do sedimentu vnoří vlastní vahou a manipulace s ním je tudíž mnohem jednodušší.

3.3. Výběr a rozdělení vzorků

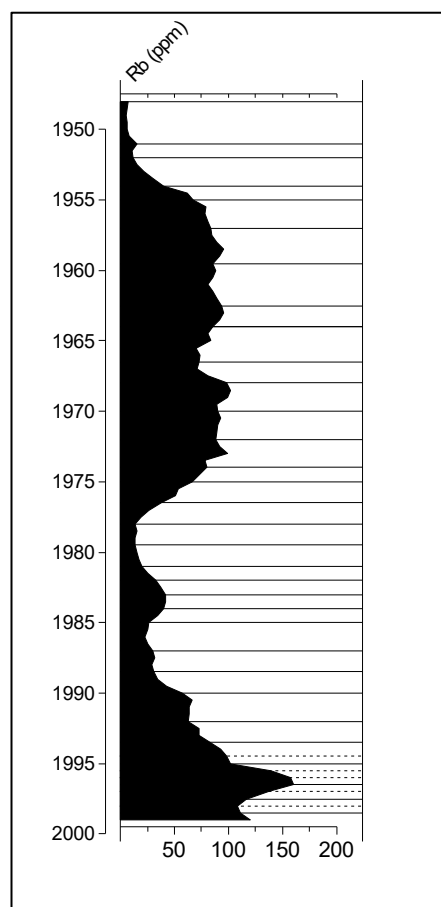
Pro účely této diplomové práce byla vybrána část profilu, která odpovídá přibližně období konce posledního glaciálu (viz šedá část na obr.3.4.). Jak již bylo zmíněno, jedná se o hloubku 1948 až 1999 měřenou od vodní hladiny. Z tohoto úseku bylo vybráno 33 půlcentimetrových vrstev, které byly v uvedené části profilu rozmístěné tak, aby ji co nejvíce reprezentovaly. Pomůckou při výběru byla křivka obsahu rubidia (Rb), který byl zjišťován v celém profilu v 0,5cm intervalech. Měření rubidia provedl prof. Richard Chiverell, PhD. z University of Liverpool. Rb je prvek, který se váže na sekundární jílové minerály a je z nich intenzivně vyplavován při zvětrávacích procesech (Nesbitt et al., 1980). Pokud je v sedimentu hojně přítomný, ukazuje na zvýšenou erozi v povodí. Ta je často intenzivní právě v chladných

klimatických obdobích, jako je glaciál nebo mladší dryas, kdy je půda méně chráněna před erozí vegetací (Hošek et al., 2014, Jin et al., 2006).

Obsah rubidia v celém odebraném profilu je zobrazen na Obr. 3.5. Je patrné, že křivka kolísá v prostřední části celého profilu, představuje tedy klimaticky nestabilní období přelomu posledního glaciálu a holocénu. Detail této části profilu je na Obr.3.6., souvislé černé linie ukazují na 33 vrstev, které byly vybrány pro další zpracování. Tečkované linie označují 5 vrstev, které byly do analýz zařazeny později z důvodu nedostatečného počtu hlavových kapsul pakomárů v nich (viz kapitola 3.4). Konkrétní hloubky a označení vybraných vrstev jsou uvedeny v Tab.3.2.



Obr. 3.5. Obsah Rb v celém profilu. Přerušované čáry ohraničují klimaticky nestabilní období přelomu posledního glaciálu a holocénu zpracovávané v této práci.



Obr. 3.6. Obsah Rb v hloubce 1948 až 1999. Souvislé čáry představují 33 původně vybraných vrstev, přerušované 5 později dodaných vrstev.

Hloubka vrstvy (cm)	Označení vrstvy	Hloubka vrstvy (cm)	Označení vrstvy
1948	C1	1981	C20
1951	C2	1982	C21
1952	C3	1982	C22
1954	C4	1984	C23
1955	C5	1985	C24
1957	C6	1987	C25
1959,5	C7	1988,5	C26
1962,5	C8	1990	C27
1964	C9	1992	C28
1965	C10	1993,5	C29
1966,5	C11	1994,5	C29b
1968	C12	1995	C30
1970	C13	1995,5	C30b
1972	C14	1996	C30c
1974	C15	1996,5	C31
1975	C16	1997	C31b
1976,5	C17	1997,5	C32
1978	C18	1998	C32b
1979,5	C19	1998,5	C33

Tab. 3.2. Hloubky vybraných vrstev a jejich laboratorní označení. Uvedenou hloubkou půlcentimetrová vrstva začíná, např. vrstva C10 se tedy nachází v rozmezí 1965 – 1965,5 cm.

Materiál z každé vybrané vrstvy byl homogenizován a rozdělen na několik částí. První z nich byla určena k analýze pakomárů, její velikost byla odhadnuta tak, aby obsahovala přibližně 50–100 hlavových kapsul. Další část byla odebrána k analýze uhlíku, dusíku a jejich izotopů. Zbýlá část byla ponechána k dalším analýzám (pyl, rozsivky), které nespádají do rámce této diplomové práce.

3.4. Analýza pakomárů

Část sedimentu z každé vybrané vrstvy určená k analýze pakomárů byla sušena 24 hodin při stálé teplotě 50 °C (sušárna zn. Binder) a následně zvážena na analytických vahách (Sartorius ED224S) pro určení suché váhy. Vysušený vzorek byl rozmíchán v 10% KOH a 1 den louhován, aby došlo k rozpuštění části organických zbytků. Tento proces významně zlepšil přehlednost vzorku a usnadnil vybírání chitinových hlavových kapsul, které se v KOH nerozpouštějí. Dále byla suspenze promyta destilovanou vodou přes síto s velikostí ok 100µm,

čímž se vyplavila nejjemnější frakce sedimentu. Hlavy pakomárů jsou větší než velikost ok, zůstaly tedy ve vzorku zachovány.

Takto předpřipravený vzorek byl prohlížen pod binokulární lupou při 15násobném zvětšení, pomocí tenkých jehliček z něj byly vybrány hlavové kapsuly. Z nich byly vytvořeny trvalé preparáty za použití přírodní pryskyřice Euparal.

Nalezení jedinci byli prohlíženi ve světelných mikroskopech JT JENAMED2 a JENAVAL značky Carl Zeiss Jena při zvětšení 32 až 400x a determinováni podle určovacího klíče (Brooks et al., 2007). Chitinové zbytky těl nejsou ve většině případů vhodné k určení konkrétního druhu (především tribus *Tanytarsini*), protože nemají dostatečně zachované typické tělní struktury. Z toho důvodu pracuje tento klíč s morfotypy, které sdružují několik druhů do jedné skupiny. Některé nalezené kapsuly byly natolik poškozené nebo patřily nižším vývojovým stádiím, že byly určeny pouze do některé z vyšších taxonomických jednotek (rod, tribus).

I když platí pravidlo, že čím víc jedinců je zahrnuto do teplotní rekonstrukce, tím přesnější je výsledek, z důvodu časové náročnosti tvorby trvalých preparátů se často upouští od determinace všech pakomárů v celé vrstvě. Larocque (2001) ukázala, že výsledky teplotních rekonstrukcí založených na 50 určených jedincích se téměř neliší od teplot rekonstruovaných podle 150 jedinců. Na základě této publikace byl stanoven nejnižší počet určených hlavových kapsul na 50. V třech horních vrstvách (1948, 1951, 1952) byli určeni všichni jedinci nalezení v části sedimentu vyhrazené pro analýzu pakomárů. V každé z vrstev 1954 až 1993,5 bylo určeno 50 až 130 jedinců. V nižších vrstvách byli určeni všichni nalezení jedinci, nicméně jejich počet byl velmi nízký (5 až 28 jedinců). Proto byl soubor vzorků doplněn o zbývající vrstvy z úseku 1994,5 – 1998,5, které původně nebyly do analýz zařazeny. Vrstvy 1994,5 až 1996,5 byly pro účely teplotního modelu spojeny, stejně tak i vrstvy 1997 až 1998,5. Celkový počet determinovaných jedinců pak přesahoval minimální množství 50 kapsul.

3.5. Rekonstrukce teploty

Data získaná analýzou subfossilních pakomárů byla použita ke kvantitativní rekonstrukci průměrné červencové teploty vzduchu (mean T_{July}). Použit byl norskó-švýcarský teplotní model (Heiri et al., 2011), který využívá kalibračního datasetu 274 norských a švýcarských jezer a kombinuje tak původní dva modely, z nichž jeden využívá pouze norská a druhý pouze švýcarská jezera. Kombinovaný kalibrační dataset zahrnuje celkem 154 taxonů čeledi Chironomidae, pracuje s rozpětím průměrných červencových teplot 3,5 – 18,4 °C a širokým spektrem jezer z různých nadmořských výšek i zeměpisných šířek, a také z oblastí s různým

typem krajiny (zemědělská, zalesněná, alpínská/arktická tundra). Při rekonstrukci teploty model využívá WA-PLS regresi (Weighted averaging-partial least squares regression).

Ze vstupních dat byly vyřazeny taxony, se kterými žádný z modelů nepracuje, a to především *Tanytarsus*-type Poland a *Paratanytarsus* sp., ale také vyšší taxony *Orthocladini* g.sp., *Tanytarsini* g.sp., *Tanypodinae* g.sp., *Tanytarsus* sp., *Micropsectra* sp. a *Corynoneura* sp., u kterých se nepodařila bližší identifikace jedince. Blíže neurčení jedinci rodu *Heterotrissocladius* sp. byli přiřazeni k druhům *H. marcidus* a *H. grimshawii*.

Vrstvy 1994,5 až 1998,5 nedisponovaly dostatečným počtem určených jedinců, proto byly spojeny do dvou skupin, se kterými modely pracovaly jako se zástupnými vrstvami. Vrstvy 1994,5, 1995, 1995,5, 1996 a 1996,5 tedy nově tvořily vrstvu 1995,5 s celkem 45 jedinci a vrstvy 1997, 1997,5, 1998 a 1998,5 novou vrstvu 1997,75 s 52 jedinci.

Pro vizualizaci rekonstruovaných teplot byl použit program C2, verze 1.7.7. (Juggins, 2014). Ke zlepšení přehlednosti rozkolísaných křivek byla použita metoda LOWESS (Locally Weighted Scatterplot Smoothing), která body prokládá lokálně váženou regresní křivkou.

Kalibrační dataset není – na rozdíl například od datasetů rozsivek – volně dostupný. Analýzu analogových druhů a výpočet rekonstruované průměrné červencové teploty proto provedl prof. Oliver Heiri (Univerzita v Basileji, Švýcarsko), který je autorem obou WA-PLS modelů.

3.6. Pylová analýza

Pro doplnění informací o jezeře a jeho povodí z doby ukládání sedimentu byla využito také další biologické proxy – pylové analýzy. Pylová zrna se v sedimentu zachovávají stejně dobře jako hlavové kapsule pakomárů a stejně jako ony jsou dobře determinovatelné do rodů, v některých případech i do druhů nebo jejich skupin. Podíly jednotlivých taxonů přítomných v profilu pak podávají poměrně ucelený obraz o tehdejší vegetaci. Pomocí pylové analýzy se také často využívá při zasazování jednotlivých částí profilu do historického kontextu. Rostliny totiž viditelně reagují na klimatické výkyvy na přelomu posledního glaciálu a holocénu, i když často s určitým zpožděním. Některé typické druhy se také používají k identifikaci mladšího dryasu v sedimentu, jedná se především o *Dryas octopetala*, *Juniperus* a *Artemisia*.

Pro účely této práce byla využita data z pylové analýzy provedené doc. RNDr. Petrem Kunešem, Ph.D. (Katedra Botaniky, PřF UK).

Analyzováno bylo celkem 32 půlcentimetrových vrstev z hloubek 1948–2000 cm, vybírány byly takové vrstvy, aby dobře reprezentovaly celý úsek a byly zhruba pravidelně rozmístěné. Z každé vrstvy byl odříznutou injekční stříkačkou odebrán 1 cm³ sedimentu a rozpuštěn v 37%

HCl spolu s jednou tabletou *Lycopodia* obsahující známé množství spor této plavuně. Následně byl vzorek ošetřen klasickými palynologickými metodami, které z něj odstraňují organický i anorganický materiál tak, aby v něm zůstaly ideálně pouze pylová zrna a snadno se tak identifikovala. Tyto metody zahrnují louhování v 37% HCl pro rozpuštění karbonátů, zahřívání s 10% KOH pro rozpuštění organického materiálu (především půdní huminové látky), vodní lázeň s 40% HF pro odstranění minerální složky. Následně se vzorek opět promyl 10% HCl, aby došlo k rozpuštění koloidního SiO₂, a kyselinou octovou pro odstranění uhličitánů vzniklých působením kyseliny fluorovodíkové. Následovala acetolýza pomocí směsi acetanhydridu a koncentrované H₂SO₄. Metodika sleduje postupy uvedené v Erdtman, 1969.

Takto předpřipravené vzorky byly pozorovány pod mikroskopem, determinovány a přepočítány na jejich procentuální obsah ve vzorku a jejich koncentrace vztažené k počtu nalezených spor *Lycopodia*.

V každém vzorku bylo spočítáno 500 pylových zrn a jejich počty převedeny na procenta. Výsledky byly stejně jako v případě subfosilních pakomárů zpracovány v programu Tilia 2.0.41 do stratigrafického grafu.

3.7. Geochemická analýza

Pro zjištění základních geochemických vlastností sedimentu byl v celém profilu stanoven obsah prvků (Rb, Fe, Mn, Zr, Si, Al, Na, K a další), které mohou indikovat disturbance v povodí a zároveň umožňují synchronizaci paralelních částí kóru. Měření bylo provedeno metodou XRF (X-ray fluorescence) v rozlišení 1 mm ve spolupráci s prof. Richardem Chiverellem z University of Liverpool. V této práci jsou z těchto prvků využity pouze rubidium jako nejvýraznější indikátor eroze v povodí a železo a mangan jako indikátory anoxických podmínek v jezeře.

U 33 vybraných půlcentimetrových vrstev z úseku 1948–1999 (C1 až C33, viz Tab. 3.3.) byl stanoven obsah biogenních prvků uhlíku a dusíku a jejich stabilních izotopů, a to pomocí elementárního analyzátoru Flash EA 2000 s TCD detektorem spojeným s Conflo IV a hmotnostním spektrometrem Delta V Advantage (zn. Thermo Scientific) z Centra výzkumu stabilních a radiogenních izotopů PřF UK. Poměr stabilních izotopů uhlíku a dusíku byl vyjádřen jako $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ podle následujících rovnic:

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{R_{\text{vzorku}}}{R_{\text{standardu}}} - 1 \right) * 1000 \quad , \text{ kde } R = \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}$$

$$\delta^{15}\text{N} = \left(\frac{R_{\text{vzorku}}}{R_{\text{standardu}}} - 1 \right) * 1000 \quad , \text{ kde } R = \frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}}$$

Standardem pro $\delta^{13}\text{C}$ byl mezinárodně používaný standard Vienna Pee Dee Belemnite s izotopovým poměrem $R = 11\,237,2 \pm 9,0$, jako standard pro $\delta^{15}\text{N}$ sloužil vzduch s izotopovým poměrem $R = 3\,676,5 \pm 8,1$.

Všechny vzorky byly nejprve vysušeny do konstantní váhy, poté byly stanoveny orientační navážky pomocí změření obsahu C a N v horní, střední a spodní části kóru (vrstvy 1930, 1955 a 2045), které se výrazně lišily obsahem organické hmoty. Na základě výsledků orientačního měření byly analyzované vrstvy rozděleny do 3 kategorií, každá s jinou minimální navážkou:

- 1) C1 až C3 s vysokým obsahem organické hmoty, min. navážka 8 mg
- 2) C4 až C29 se středním obsahem organické hmoty, min. navážka 20 mg
- 3) C30 až C33 s nízkým obsahem organické hmoty, min. navážka 25 mg

Vysušený materiál z každé vrstvy byl rozdrcen a homogenizován v achátové misce, odvážen do cínové kapsule pomocí mikrovah a zabalen do kuličky, kterou je hmotnostní spektrometr schopen analyzovat. Konkrétní navážky materiálu z jednotlivých vrstev jsou uvedeny v tabulce 3.3.

Označení vrstvy	Hloubka (cm)	Navážka (mg)	Označení vrstvy	Hloubka (cm)	Navážka (mg)
C1	1948	8,446	C18	1978	20,360
C2	1951	8,422	C19	1979,5	20,196
C3	1952	8,619	C20	1981	20,364
C4	1954	21,236	C21	1982	20,694
C5	1955	20,144	C22	1982	20,160
C6	1957	20,060	C23	1984	20,334
C7	1959,5	21,681	C24	1985	17,000
C8	1962,5	21,270	C25	1987	20,553
C9	1964	20,398	C26	1988,5	20,802
C10	1965	21,420	C27	1990	20,307
C11	1966,5	20,716	C28	1992	20,350
C12	1968	21,138	C29	1993,5	24,194
C13	1970	21,040	C30	1995	25,169
C14	1972	21,869	C31	1996,5	25,033
C15	1974	20,441	C32	1997,5	25,226
C16	1975	20,384	C33	1998,5	25,169
C17	1976,5	19,260			

Tab. 3.3. Navážky suchého materiálu jednotlivých vrstev určené ke stanovení C a N a jejich stabilních izotopů.

3.8. Radiokarbonové datování

K datování profilu byla použita metoda AMS (Accelerator Mass Spectrometry), která určuje stáří sedimentu pomocí obsahu radioizotopu ^{14}C . Měření bylo provedeno v Radiokarbonové laboratoři v Poznani (vzorky B, D, F a H) a v Centru pro aplikovaná izotopová studia, University of Georgia (vzorky A, C, E, G, I, J a K). Celkem bylo datováno 11 vrstev: 1731, 1761, 1800, 1851, 1880,5, 1910, 1918, 1949,5, 1963,5, 1976 a 1980,5. Poslední 4 z nich spadají do analyzovaného úseku 1948 – 1999. Použitý materiál byl různý, jednalo se o směsné vzorky samotného sedimentu, jehličí, kůru nebo pylové koncentráty (viz Tab. 3.4.). Výsledná radiokarbonová data je vždy třeba kalibrovat z důvodu nestálého obsahu izotopu ^{14}C v atmosféře. Kalibrace byla provedena pomocí softwaru OxCal 4.2.3. (Ramsey et al., 2013), s využitím kalibrační křivky IntCal13 (Reimer et al., 2013), která zjištěné nekalibrované radiokarbonové letopočty převádí na kalendářní roky. Výsledné kalibrované stáří bylo určeno s pravděpodobností 95,4 %.

V tabulce 3.4. jsou uvedeny jejich příslušné laboratorní kódy, hloubky, materiál, který byl datován a výsledná kalibrovaná i nekalibrovaná stáří. Výsledné hodnoty (ve vztahu k počátku našeho letopočtu, tedy AD nebo BC) jsou uvedené v 6. sloupci tabulky. 7. sloupec představuje jejich převedení na kalibrované roky před přítomností (BP). Histogramy jednotlivých kalibrací a kalibrační křivky jsou k nahlédnutí v Příloze 1.

Vzorek	Kód	Hloubka (cm)	Materiál	Stáří nekalibrované	Stáří kalibrované BC (95,4 % pravděpodobnost)	Stáří kalibrované (BP = 1950)
A	UGAMS-35703	1731 - 1731,5	jehličí	910 ± 25	1 035 - 1 187 cal AD	915 - 763 cal BP
B	Poz-92325	1761 - 1761,5	bulk	1 915 ± 30	16 - 141 cal AD	1 934 - 1 809 cal BP
C	UGAMS-35704	1800 - 1800,5	jehličí	3 040 ± 20	1 319 - 1 225 cal BC	3 269 - 3 175 cal BP
D	Poz-92326	1851 - 1851,5	bulk	5 370 ± 40	4 331 - 4 220 cal BC	6 281 - 6170 cal BP
E	UGAMS-35705	1880,5 - 1881	kůra	6 000 ± 25	4 961 - 4 826 cal BC	6 911 - 6 776 cal BP
F	Poz-92327	1910 - 1910,5	bulk	8 410 ± 50	7 576 - 7 421 cal BC	9 526 - 9 371 cal BP
G	UGAMS-38338	1918 - 1919	smrkové jehličí	8 590 ± 20	7 605 - 7 579 cal BC	9 555 - 9 529 cal BP
H	Poz-80180	1949,5 - 1950	bulk gyttja	9 810 ± 10	9 292 - 9 257 cal BC	11 242 - 11 207 cal BP
I	UGAMS-35701	1963,5 - 1964	pylový koncentrát	10 460 ± 30	10 594 - 10 426 cal BC	12 544 - 12 376 cal BP
J*	UGAMS-30706	1976 - 1976,5	pylový koncentrát	10 190 ± 30	10 090 - 9 811 cal BC	12 040 - 11 761 cal BP
K	UGAMS-35702	1980,5 - 1981	pylový koncentrát	10 610 ± 30	10 737 - 10 594 cal BC	12 687 - 12 544 cal BP

Tab. 3.4. Stáří 11 vrstev určené radiokarbonovou metodou, poslední čtyři (vzorky H – K označené tučným písmem) přísluší zkoumané části profilu. Kalibrované stáří je určeno s pravděpodobností 95,4 %. AD – po Kristu, BC – před Kristem, BP – před současností (= rok 1950)

*Vzorek J – vzorek, kterým nebyla proložena křivka sedimentačních rychlostí modelu BACON

K odhadu stáří nedatovaných vrstev byl použit depth-age model (Blaauw and Christeny, 2011), který přiřazuje stáří vrstvám, které nebyly datované radiokarbonovou metodou. Model pracuje

v Bayesiánském režimu a vyhodnocuje změny sedimentačních rychlostí v průběhu ukládání vrstev. Prokládá body představující vrstvy o známém stáří křivkou, kterou vytváří na základě předem zadaných parametrů. Jedná se o průměrnou sedimentační rychlost (1 cm za 50 let, shape: 2) a její variabilitu (memory strenght: 24, memory mean: 0,45). Ke každé vrstvě je pak přiřazeno rozmezí stáří, které jí podle modelu přísluší, a které se rozšiřuje s rostoucí vzdáleností od dat určených radiokarbonovou metodou. Výsledná křivka je tvořena průměrným, minimálním a maximálním stářím.

Model aplikoval a jeho výsledky poskytl doc. RNDr. Petr Kuneš, Ph.D. (Katedra Botaniky, PřF UK).

3.9. Zpracování dat, rozdělení do zón

Počty pakomárů byly přepočítány na 1 g suché váhy sedimentu a na jejich procentuální abundanci v příslušné vrstvě. Výsledky byly stratigraficky znázorněny pomocí programu TILIA, verze 2.0.41 (Grimm, 1991–2015).

Pro zobrazení vnitřní druhové variability jednotlivých vrstev byla na výsledky analýzy pakomárů aplikována DCA (Detrended correspondence analysis) v programu RStudio. Použito bylo procentuální zastoupení jednotlivých taxonů, hodnoty byly transformovány odmocněním. Sedimentový profil byl rozdělen do zón na základě metody Binary splitting by information content v programu Psimpoll, verze 4.27 (Benett, 1993–2009). Pro zvýraznění vlivu vzácných taxonů byla vstupní (procentuální) data odmocněna. Program Psimpoll určil také signifikantnost jednotlivých zón pomocí broken-stick modelu. Pro porovnání byla vytvořena také alternativní zonace podle clusterové analýzy CONISS (Constrained incremental sum of squares) provedené v programu RStudio, verze 1.1.383 (2009–2017). Procentuální vstupní data byla stejně jako v případě metody Binary splitting nejprve odmocněna, a následně standardizována metodou „standardize“ náležící funkci „decostand“. Signifikantnost vzniklých zón byla ověřena broken-stick modelem ve stejném programu.

Pro ověření relevantnosti biologických změn a potvrzení souvislosti geochemických a biologických proxy byla provedena také zonace podle geochemických parametrů (C, N, $d^{13}\text{C}$, $d^{15}\text{N}$, Rb), a to pomocí clusterové analýzy CONISS podle výše popsaného postupu.

V diagramech jsou signifikantní zóny vyznačeny plnou čarou, nesignifikantní zóny, které doplňují popis změn společenstva v průběhu času, čarou přerušovanou.

4. Výsledky

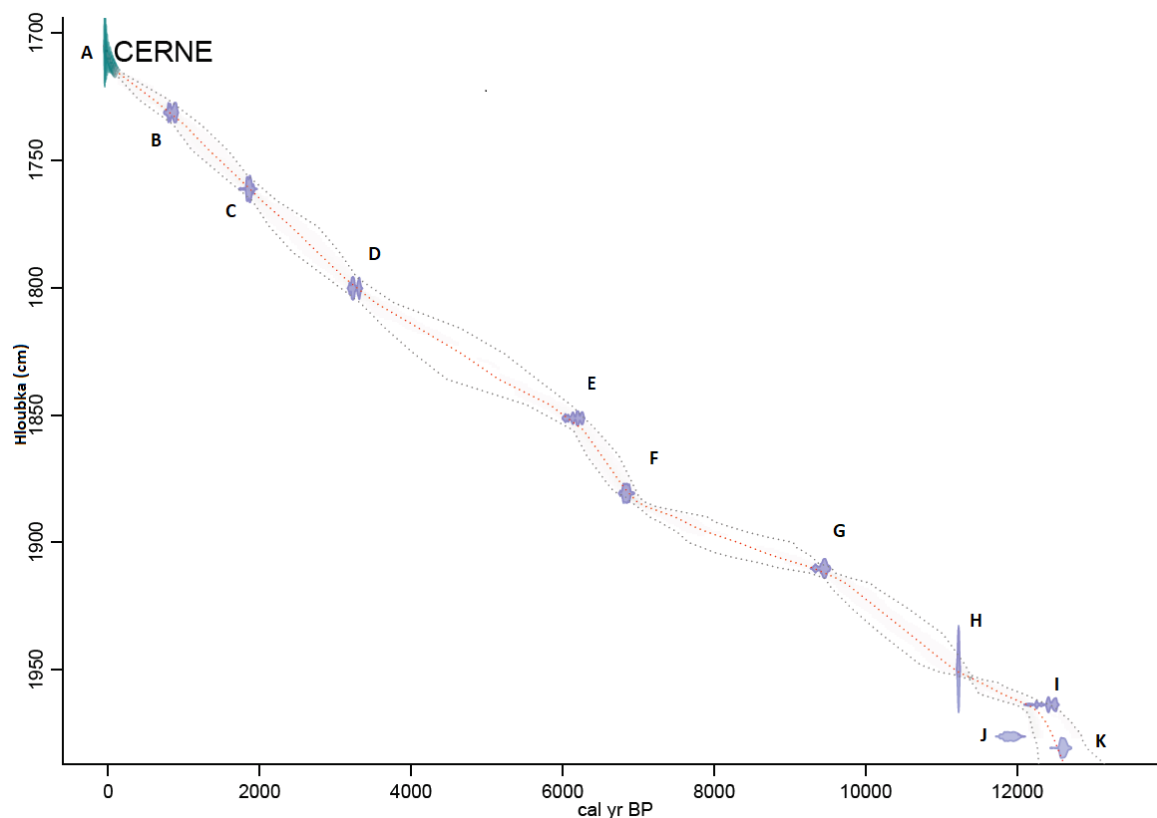
4.1. Datování sedimentu

11 letopočtů vrstev datovaných radiokarbonovou metodou (Tab.3.4.) bylo vsazeno do depth-age modelu 'BACON', který jimi proložil křivku sedimentačních rychlostí (Obr. 4.1., detail analyzované části profilu Obr. 4.2.). Sedimentační rychlost byla v první části zkoumaného profilu (mezi vzorky H a I) poměrně nízká, pohybovala se mezi 47 a 70 lety.cm⁻¹. V druhé části profilu (mezi vzorky I a K) se prudce zvýšila, a to až na 13,5 let.cm⁻¹. Tento velký rozdíl v sedimentačních rychlostech způsobil, že ve stoletém období mezi 12 200 a 12 300 cal yr BP narostla mocnost sedimentu o více než 17 cm. U popisků chronologických os ve stratigrafických grafech v následujících kapitolách je tato změna sedimentační rychlosti patrná značnou prolukou mezi těmito daty.

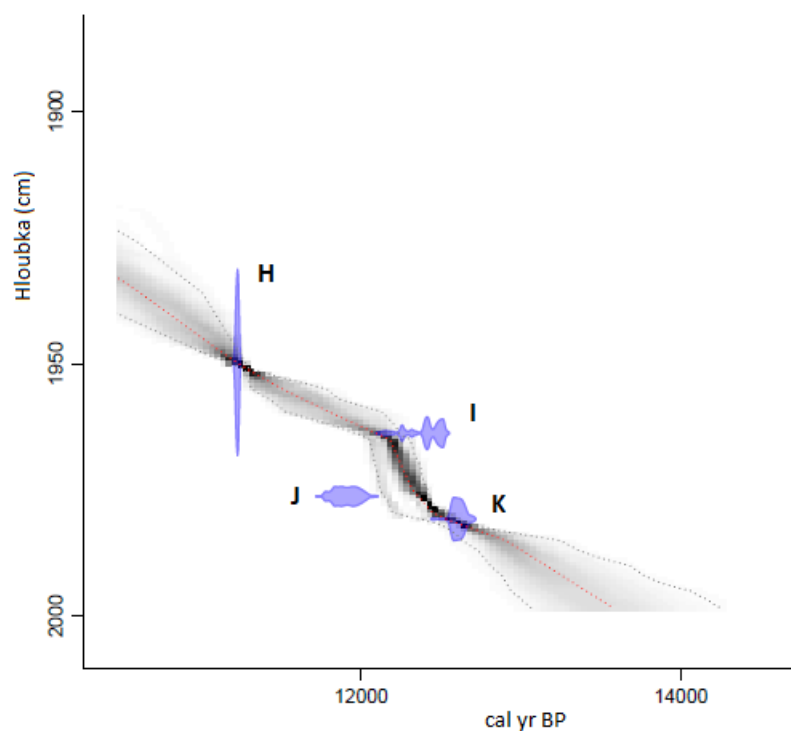
Stáří vzorku J bylo radiokarbonovou metodou stanoveno na 12 040 – 11 761 cal BP, tedy mladší než vzorek I, který leží v profilu výše. Důvodem může být narušení souslednosti sedimentu v jezeře dnovou disturbancí nebo nepřesné datování způsobené kontaminací vzorku. Model pomocí předem zadaných parametrů tímto vzorkem neproložil křivku, vyhodnotil ho jako chybný, při určování stáří nedatovaných vrstev s ním tedy nebylo pracováno.

Poměrně přesné zasazení klimatických výkyvů na konci posledního glaciálu do časového rámce poskytuje například norský ledovcový vrt GRIP. Podle něj je mladší dryas definován jako období od 12 650 let BP do 11 500 let BP. Podle depth-age modelu přísluší tyto letopočty hloubkám 1982 a 1955 cm. Skutečný začátek a konec této klimatické změny se však s největší pravděpodobností na Šumavě neodehrál přesně ve stejnou dobu jako v Grónsku.

Poslední radiokarbonově datovaná vrstva je 1980,5–1981 cm (12687–12 544 cal yr BP), následující starší vrstvy model datuje podle změn v sedimentační rychlosti v předchozích úsecích křivky. V určité vzdálenosti (zde v hloubce 1990 cm) od posledního radiokarbonového data model používá sedimentační rychlost zadanou se vstupními daty, tedy 50 let/cm. Pozdně glaciální sedimenty se obecně špatně datují, bývá v nich jen minimální množství organické hmoty a téměř žádné rostlinné makrozbytky, proto je často nutné použít pro radiokarbonovou metodu pylový koncentrát, který bývá více náchylný ke kontaminaci. Z tohoto důvodu je určené stáří v nejspodnějších vrstvách pravděpodobně zatížené chybou a pro účely publikace je třeba rozšířit počet datovaných vrstev této části profilu.



Obr. 4.1. Depth-age model 'BACON'. Modré skvrny příslušící každému ze vzorků A – K představují zjednodušené histogramy výsledků kalibrace určené v několika iteracích. Červená tečkovaná linie ukazuje vážený průměr modelovaných stáří, modrá pak jejich minima a maxima.



Obr. 4.2. Detail spodní části depth-age modelu BACON, který zobrazuje zkoumanou část profilu (hloubky 1948–2000).

4.2. Analýza pakomárů

4.2.1. Nalezené taxony

Pro analýzu subfossilních pakomárů bylo zpracováno celkem 38 vrstev z úseku profilu 1948 – 1998,5. Celkem bylo nalezeno 51 taxonů pakomárů. Vzhledem k vysokému stupni degradace hlavových kapsul nebylo možné určit všechny jedince do druhů nebo skupin druhů, ale pouze do rodů, případně do tribů. Nemalé množství kapsul příslušelo nižším larválním instarům (1. – 3.), jejichž determinace je složitější než u finálního 4. instaru.

Nejpočetnějším taxonem byla podčeleď Chironominae (1 576 jedinců) včetně tribů Chironomini (39 jedinců), Tanytarsini (1 537 jedinců) a Pseudochironomini (1 jedinec). Podčeleď Tanypodinae byla zastoupena 1 017 jedinci, podčeleď Orthocladinae pak 1 126 jedinci. Podčeleď Diamesinae byla zastoupena jediným rodem *Pseudodiamesa* se 17 jedinci. Nejhojnějším taxonem byla skupina druhů *Micropsectra radialis*-type, která ve společenstvu jednoznačně dominovala, dalšími výraznými taxony byla skupina druhů *Heterotrissocladius grimshawii*-type a rod *Procladius* sp. Ve společenstvu byly přítomné druhy jak litorální, tak profundální druhy.



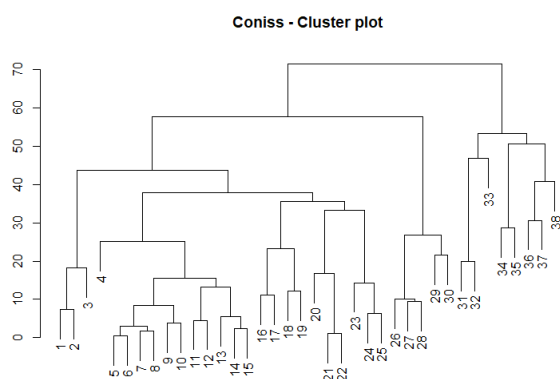
Obr. 4.3. Absolutní počet jedinců nalezených v jednotlivých vrstvách a jeho převedení na 1 g suché váhy sedimentu.

Absolutní počty nalezených jedinců byly pro lepší srovnatelnost převedeny na počet jedinců v 1 g suché váhy (Obr. 4.3.). Z grafu jsou zřetelně vidět změny v abundanci pakomárů v průběhu ukládání sedimentu. Jejich početnost byla v nejstarší části profilu velmi nízká (do 10 ind.g⁻¹), následně však vzrostla na hodnoty 300 – 700 s menším poklesem v okolí vrstvy 1985. Od vrstvy 1975 došlo opět k poklesu, ne ale tak výraznému jako v spodní části (cca 100 – 200 ind.g⁻¹). V horní části profilu početnost prudce vystoupala až k 1 145 ind.g⁻¹.

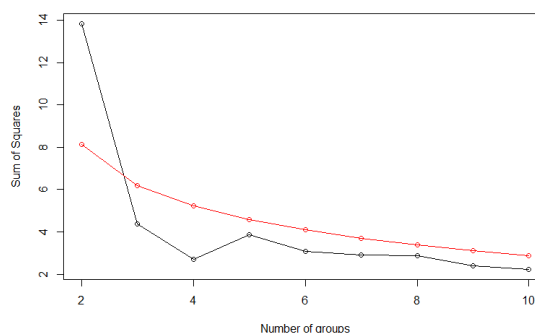
4.2.2. Zonace profilu

Zpracovaných 38 vrstev sedimentového profilu bylo na základě clusterové analýzy CONISS (Constrained incremental sum of squares), která pracuje s abundancemi taxonů v jednotlivých vrstvách, rozděleno do zón, které obsahují vrstvy si navzájem podobné (Obr. 4.4.). Nejstarší vrstvy 31–38, resp. 1995 – 1998,5, tvoří zcela odlišnou skupinu, pro kterou jsou zároveň typické nejnižší celkové abundance pakomárů. Do dalších i když už ne tak výrazných shluků patří vrstvy 26–30 (1988,5 – 1994,5) a 1 – 3 (1948–1952). Zbýlé vrstvy tvoří poměrně těsný cluster, ve kterém lze ale vysledovat 4 odlišné větve.

Statistická významnost zonace byla ověřena broken-stick modelem (Obr. 4.5.), který za signifikantní označil pouze dvě zóny s dělicím bodem v hloubce 1994,75 cm. V tomto místě se zřetelně mění společenstvo s dominantními taxony *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladius grimshawii*-type a *Procladius* sp. na odlišné společenstvo, kde jsou sice tyto taxony přítomné, ne však v tak hojné míře jako *Pseudodiamesa* sp. a *Paracladius* sp. V tomto zlomu navíc došlo k výrazné změně v sedimentační rychlosti a celkovému počtu nalezených jedinců.



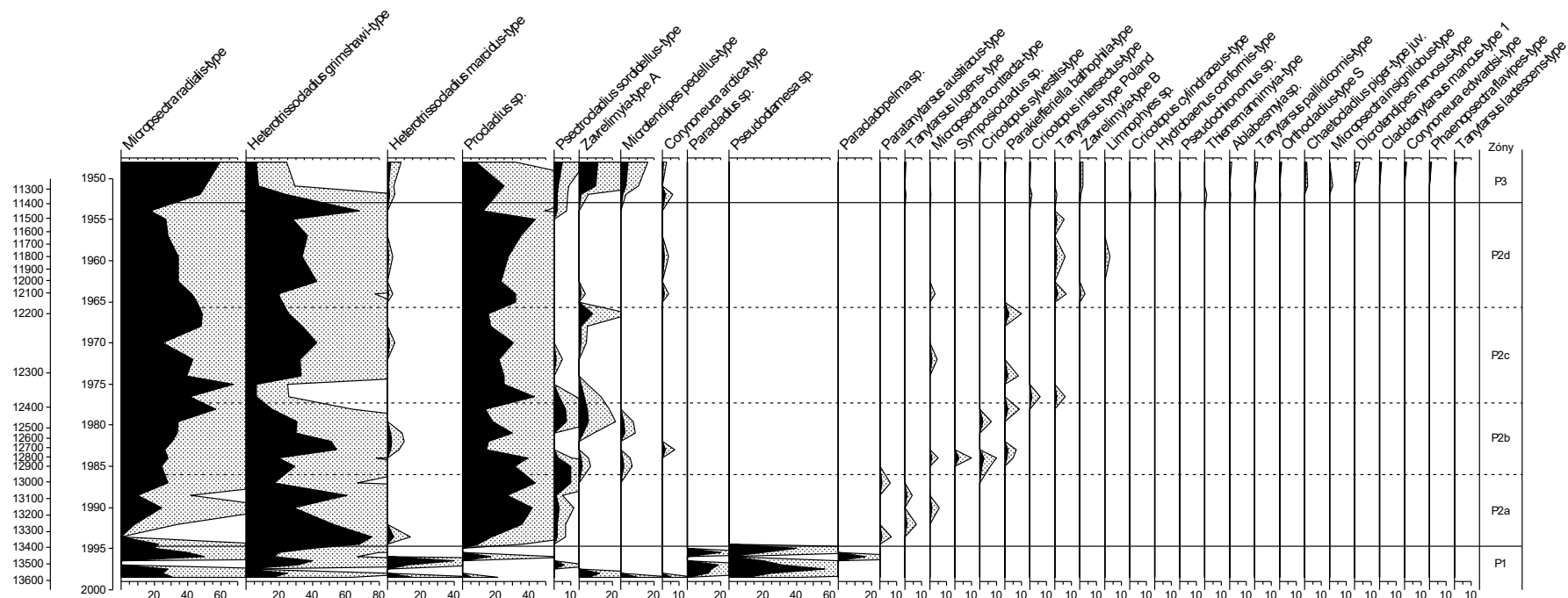
Obr. 4.4. Dendrogram – výsledek clusterové analýzy CONISS, která shlukuje vrstvy do podobných skupin. Čísla 1–38 představuje vrstvy 1948–1998,5 seřazené podle hloubky.



Obr. 4.5. Broken-stick model provedený na základě výsledků analýzy CONISS (Obr.4.4.). Červená linie představuje modelovaný stav. Místo křížení červené a černé linie značí počet signifikantních zón, které model určil (zde 2).

Clusterová metoda Binary splitting by information content rozdělila profil na 6 částí s hraničními hloubkami 1953, 1965,75, 1977,25, 1986 a 1994,75. Broken-stick model potvrdil signifikantnost třech zón, tedy dvou hraničních hloubek 1953 a 1994,75.

V následujícím textu je použita zonace vzniklá touto metodou, profil je tedy rozdělen na tři signifikantní zóny, z nichž prostřední se skládá ze čtyřech subzón (Obr. 4.6.). V paleolimnologických studiích se zonace obvykle stanovuje podle biologického proxy, tj. podle změn v taxonomickém složení. Pro ověření relevantnosti biologických změn a potvrzení souvislosti geochemických a biologických proxy byla provedena také zonace podle geochemických parametrů (viz kapitola 4.5. Geochemická analýza).



Obr. 4.6. Procentuální zastoupení taxonů čeledi Chironomidae v analyzovaných vrstvách a jejich rozdělení do zón. Plné čáry oddělují signifikantní zóny určené broken-stick modelem, přerušované čáry nesignifikantní subzóny určené programem Psimpoll na základě metody Binary splitting by information content.

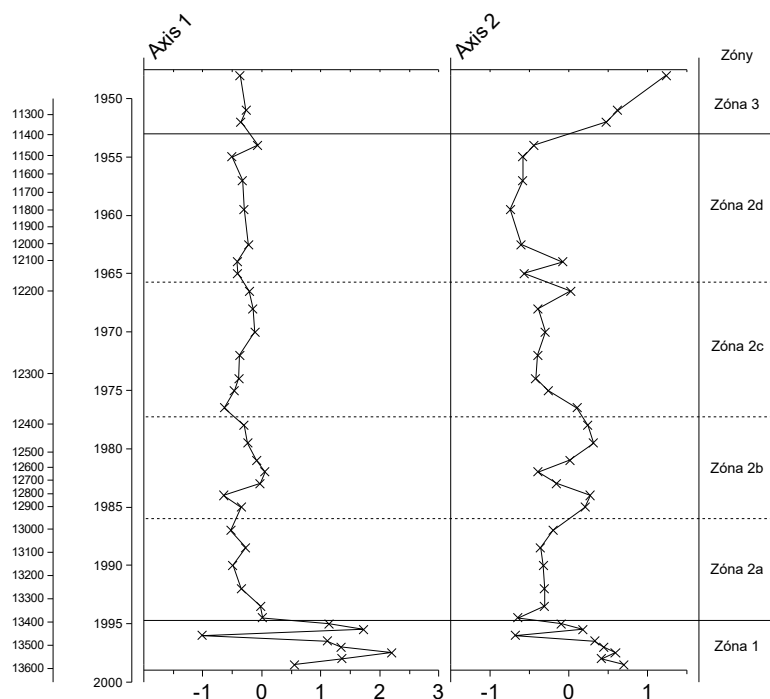
4.2.3. DCA

Pro určení vnitřní variability společenstva pakomárů byla provedena DCA analýza. Společenstvo bylo charakterizováno čtyřmi ordinačními osami (souhrnnými proměnnými), z nichž první dvě vysvětlovaly 64 % variability. Délka gradientu první osy byla 2,1710. Základní charakteristiky DCA jsou shrnuty v tabulce 4.1.

	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Eigenvalues	0.2996	0.1965	0.1146	0.09988
Decorana values	0.4485	0.1948	0.1002	0.06223
Axis lengths	2.1710	1.9597	1.1371	1.28318

Tab. 4.1. Základní charakteristiky DCA.

Ke každé vrstvě byly přiřazeny skóry, které určují její polohu na příslušné ordinační ose (gradientu). Výsledné hodnoty (standardní odchylky) prvních dvou os jsou ve stratigrafickém pořadí zobrazeny na Obr. 4.7. Pro obě křivky je charakteristická rozkolísanost v zóně 1, kde dochází k velmi rychlým posunům v druhovém složení. Na ose 1 poté k žádným rozsáhlým výkyvům nedochází, hodnoty jsou poměrně ustálené mezi hodnotami 0 a -0,5. Výjimku mezi zápornými skóry tvoří vrstva 1982 (0,0544), která je vrcholem píku v zóně 2b. Křivka v zóně 3 se nijak vizuálně neliší od předcházejících zón, příslušná změna v taxonovém složení je lépe viditelná na ordinační ose 2. Na ní skóry poměrně prudce stoupají až k 1,2389. V předchozích úsecích křivky (zóna 2) jsou dobře viditelné 4 píky. Spodní dva z nich (0,2731 a 0,3150) se nacházejí v zóně 2b a jsou oddělené poklesem, který přibližně odpovídá píku na ose 1. Druhé dva píky jsou v okolí hranice mezi zónami 2c a 2d a dosahují hodnot 0,0242 a 0,0790.



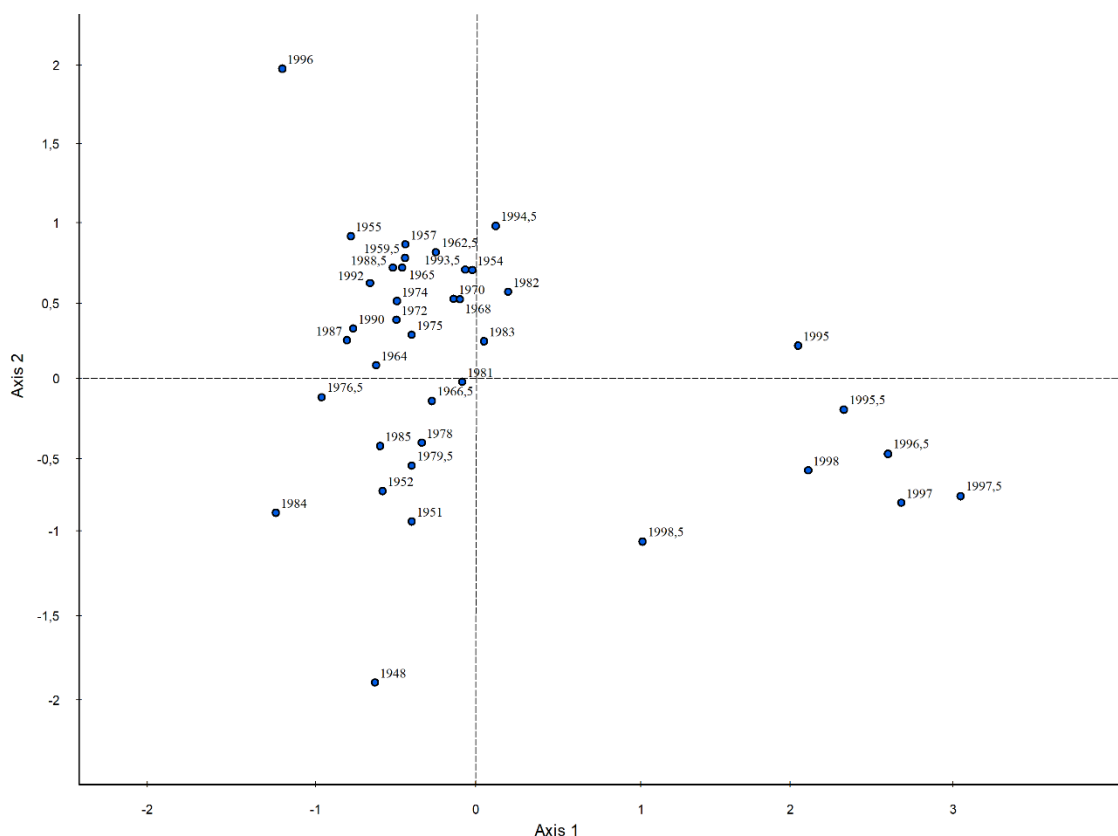
Obr. 4.7. Změny ve společenstvu subfossilních pakomárů charakterizované pomocí skóre vrstev na prvních dvou ordinačních osách (Zonace viz kapitola 4.2.2.).

Jednotlivé vrstvy byly umístěny do souřadnicového systému, kde osu x představuje ordinační osa 1 a osu y ordinační osa 2 (Obr. 4.8.). Při tomto zobrazení jsou dobře viditelné shluky bodů-vrstev, které jsou si navzájem podobné svým druhovým složením. Už na první pohled je vidět odlišnost bodů v pravé části grafu, tedy vrstvy 1995, 1995,5, 1996,5, 1997, 1997,5, 1998 a 1998,5. Všechny přísluší nejstarší, glaciální části sedimentového profilu (Zóna 1) a vyznačují se vysokými hodnotami ordinační osy 1. Zbývající vrstva ze zóny 1 1996 leží ve II. kvadrantu grafu a netvoří skupinu s žádnými ostatními body. Vyznačuje se vysokým zastoupením taxonu *Micropsectra radialis*-type stejně jako vrstvy zóny 2, zároveň je v ní ale přítomná *Paracladopelma* sp., která se v žádné jiné hloubce nevyskytuje.

Další osamocený bod, tentokrát však ve III. kvadrantu, představuje vrstva 1948, tedy nejmladší, holocénní vzorek s nejvyšší diverzitou taxonů z celé zkoumané části profilu. V její blízkosti se nacházejí i vrstvy 1951 a 1952, které vykazují nízké hodnoty standardní odchylky na ordinační ose 2 a obsahují velké množství pakomářích taxonů.

Největší skupinu bodů tvoří vrstvy 1954 až 1975 a 1987 až 1994,5 příslušící zónám 2a, 2c a 2d. Tyto vrstvy si jsou hodně podobné, i když se v několika taxonech liší (např. *Tanytarsus lugens*-type, *Parakiefferiella bathophila*-type), dominantními taxony ve všech zůstávají *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladus grimshawii*-type a *Procladius* sp. Body vrstev ze zóny 2b

tvoří linii v blízkosti osy I. a III. kvadrantu. Krajní vrstvy této zóny (1978, 1979,5 a 1985) tvoří jakousi skupinu s body zóny 3. Vyznačují kladnými hodnotami na ose 1, nízkými počty taxonu *H. grimshawii*-type, a zároveň vysokými počty *M. radialis*-type, které jsou typické pro hranici mezi zónami 2b a 2c.



Obr. 4.8. Analyzované vrstvy umístěné do prostoru prvních dvou os DCA analýzy. Hodnoty na osách x a y představují standardní odchylky.

4.2.4. Popis zón

Zóna P1

Hloubka: 1999 – 1994,75

Stáří: 13 583 – 13 381 cal yr BP

První a také nejstarší zóna se složením společenstva subfossilních pakomárů naprosto odlišuje od zbytku profilu. Časově se jedná o konec glaciálu, proto převažují chladnomilné taxony. Dominují především *Pseudodiamesa* sp., *Paracladopelma* sp. a *Paracladius* sp., chladnomilné oligostenotermní druhy vyhledávající oligotrofní až ultraoligotrofní podmínky. Tyto druhy jsou často nalézány v sedimentových profilech, které reprezentují nejchladnější klimatické události (Walker et al., 1991). Dále jsou přítomné také *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladus*

grimshawii-type, *H. marcidus*-type a *Microtendipes pedellus*-type, méně pak *Procladius* sp., *Psectrocladius sordidellus*-type, *Zavreliomyia*-type A a *Corynoneura arctica*-type, které se hojně vyskytují v mladších vrstvách, v zóně 1 však v mnohem menším množství. Celkově je tato oblast typická nízkými abundancemi, které v 1 g suché váhy nepřesahují hodnotu 3,08. Také absolutní množství nalezených jedinců je velmi nízké z důvodu vysoké sedimentační rychlosti.

Zóna P2a

Hloubka: 1994,75 – 1986

Stáří: 13 381 – 12 954 cal yr BP

Během přechodu ze zóny 1 do zóny 2 je zřetelný prudký ústup druhů *Pseudodiamesa* sp., *Paracladopelma* sp. a *Paracladius* sp.. Dominantními druhy v této zóně jsou *Heterotrissocladius grimshawii*-type, druh obvykle žijící v profundálech chladných oligotrofních jezer, a *Procladius* sp, který je mnohem více tolerantní vůči teplotě i trofii prostředí. Dalším hojným druhem je chladnomilná *Micropsectra radialis*-type, v některých mladších vrstvách je však její abundance ještě vyšší. Tyto tři profundální druhy jsou velmi hojné ve všech zónách 2a až 2d, jsou dominantními druhy celé analyzované části profilu. Pro zónu 2a jsou typické druhy *Paratanytarsus austriacus*-type a *Tanytarsus lugens*-type, které se nikde jinde v celém profilu nevyskytují. Přítomné jsou i další chladnomilní stenotermové *Micropsectra contracta*-type, *Psectrocladius sordidellus*-type, jehož abundance dosahuje na rozhraní zón 2a a 2b svého maxima (téměř 58 jedinců v 1 g suché váhy), a v nejstarší části zóny také *Heterotrissocladius marcidus*-type. *Micropsectra contracta*-type se dále ostrůvkovitě vyskytuje i v mladších vrstvách.

Zóna P2b

Hloubka: 1986 – 1977,25

Stáří: 12 954 – 12 383 cal yr BP

V této zóně jsou opět dominantními druhy *Procladius* sp., *Heterotrissocladius grimshawii*-type a *Micropsectra radialis*-type, jejíž výskyt postupně stoupá až k 56,8 % (322,2 jedinců v 1 g suché váhy). Na rozdíl od předchozích fází se zde ovšem objevují teplomilnější litorální druhy, které jsou vázané na vodní makrofyta a dobře snášejí i více eutrofní podmínky, a to *Cricotopus sylvestris*-type, *Parakiefferiella bathophila*-type a *Symphysocladus* sp. Zajímavý je zvýšený výskyt některých taxonů v první a třetí třetině zóny, kromě výše zmíněných je to také *Psectrocladius sordidellus*-type, *Zavreliomyia*-type A a *Microtendipes pedellus*-type. V místě

poklesu jejich abundance v druhé třetině zóny je zřetelný nárůst taxonů *Heterotrissocladius marcidus*-type a *Corynoneura arctica*-type.

Zóna P2c

Hloubka: 1977,25 – 1965,75

Stáří: 12 383 – 12 190 cal yr BP

Micropsectra radialis-type má ve vrstvě 1975 – 1975,5 maximum svého výskytu (67,5 %), v celé zóně je její abundance mimořádně vysoká. Také *Heterotrissocladius grimshawii*-type je zde hojně přítomný, avšak v první části zóny, především ve vrstvě 1975 – 1975,5, je jeho abundance poměrně nízká (31 %). *Procladius* sp. je také hojný, ostatně jako v celé zóně 2. Charakteristický je výskyt litorálních druhů, především chladnomilná *Zavrelimyia*-type A, jejíž abundance zde dosahuje téměř 8 %, ale také teplomilnější *Parakiefferiella bathophila*-type, *Psectrocladius sordidellus*-type a *Cricotopus intersectus*-type. Jedná se o druhy, které upřednostňují litorální mikrohabitaty s rozvinutou makrovegetací. V nejstarších vrstvách této zóny se, stejně jako *Cricotopus intersectus*-type, objevuje *Tanytarsus*-type Poland, který má maximum svého výskytu v následující zóně. Byl nalezen I. Laroque-Tobler v sedimentech polských jezer a od ostatních taxonů rodu *Tanytarsus*-type se výrazně liší tvarem hrotu na anténním podstavci (Laroque-Tobler, 2014). Z ostatních taxonů jsou přítomné také profundální taxony *Heterotrissocladius marcidus*-type a *Micropsectra contracta*-type.

Zóna P2d

Hloubka: 1965,75 - 1953

Stáří: 12 190 – 11 394 cal yr BP

Tato zóna je typická výskytem taxonu *Tanytarsus*-type Poland a také rodu *Limnophyes*, do něhož spadají druhy jak terestrické nebo semiterestrické, tak druhy upřednostňující mělké litorály. Rod proto často bývá spojován s fluktuacemi vodní hladiny (Moller Pillot, 2013). Dominantním taxonem je opět *Procladius* sp., jehož abundance v této zóně dosahuje svého maxima (téměř 44 %). Rozšíření druhu *Micropsectra radialis*-type v profilu postupně klesá až k lokálnímu minimu ve vrstvě 1954 (18 %). *Heterotrissocladius grimshawii*-type vykazuje opačný trend, jeho abundance postupně roste až k 68 % ve vrstvě 1954. Tento jev, kdy abundance *M. radialis*-type klesá a abundance *H. grimshawii*-type roste nebo naopak, lze pozorovat napříč celým profilem. Tyto taxony se tedy střídají ve své dominanci v pakomářím společenstvu.

Spektrum taxonů doplňují litorální druhy *Corynoneura arctica*-type, *Zavreliomyia*-type A i B a profundální *Micropsectra contracta*-type.

Zóna P3

Hloubka: 1953 - 1948

Stáří: 11 394 – 11 138 cal yr BP

Druhová diverzita společenstva dosahuje největší šíře právě v této nejmladší zóně. Dominantními druhy zůstávají *Micropsectra radialis*-type a *Procladius* sp., *Heterotrissocladius grimshawii*-type se ovšem dostává do pozadí (pouze 6 %) a je nahrazen druhem *H. marcidus*-type. V litorálu dominují taxony *Psectrocladius sordidellus*-type, *Zavreliomyia*-type A, *Microtendipes pedellus*-type a také *Corynoneura arctica*-type. Dále se v profilu objevují taxony, které v nižších vrstvách vůbec nebyly přítomné. Jedná se převážně o teplomilnější druhy preferující litorály s bohatou makrovegetací, případně druhy eurytopní: *Cricotopus cylindraceus*-type, *Pseudochironomus* sp., *Ablabesmyia* sp., *Tanytarsus pallidicornis*-type, *T. lactescens*-type, *Orthocladius*-type S, *Chaetocladius piger*-type, *Dicrotendipes nervosus*-type, *Cladotanytarsus mancus*-type, *Corynoneura edwardsii*-type a *Phaenopsectra flavipes*-type. Přítomné jsou také chladnomilnější *Thienemannimyia* sp., *Hydrobaenus conformis*-type, *Micropsectra insignilobus*-type, *M. contracta*-type, *Tanytarsus lugens*-type a *Zavreliomyia*-type B. Stejně jako v zónách 2b a 2c se objevují také *Cricotopus sylvestris*-type, *C. intersectus*-type a *Parakiefferiella bathophila*-type, kteří preferují teplejší mezotrofní vody.

4.3. Rekonstrukce teploty

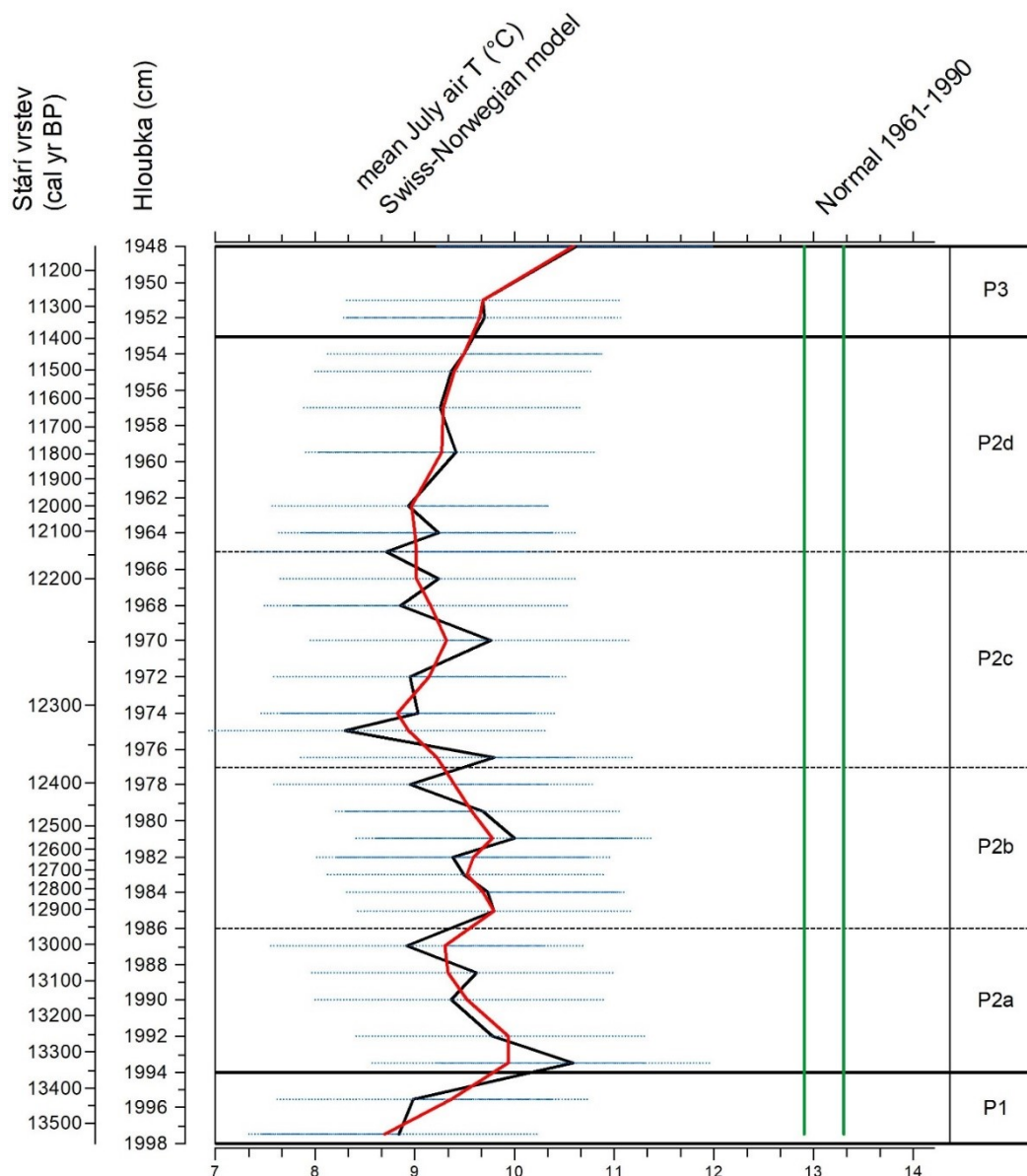
Podle abundancí subfossilních pakomárů byla rekonstruována průměrná červencová teplota (Obr. 4.9.). Použit byl model, který pracuje se spojeným datasetem švýcarských a norských jezer. Jeho základní charakteristiky jsou shrnuty v Tab.4.2.

	Švýcarsko-norský model
RMSEP	1,3980
r ²	0,9054
Střední chyba průměru	-0,0366
Max. chyba průměru	0,8038

Tab. 4.2. Základní charakteristiky teplotního modelu. RMSEP – střední kvadratická odchylka, r² – koeficient determinace. Data poskytl prof. Oliver Heiri, autor modelu.

Křivka rekonstruovaných průměrných červencových teplot relativně hodně osciluje v rozsahu 8,30 – 10,61 °C, celkový průměr teplot z celého profilu je 9,4 °C. Hodnoty jsou to výrazně nižší, než je současný stav - Turek et al., (2014) uvádějí průměrné červencové teploty 12,9 °C a 13,3 °C (dlouhodobý průměr 1961-2012 modelovaný podle datových řad z Churáňova a Hohenpeissenburgu).

Nejnižší teploty se objevují v nejstarší části profilu (8,85 °C). V průběhu zóny P1 teploty stoupají až k 10,58 na spodním okraji zóny P2a. V této i následujících dvou zónách obě křivky kolísají v rozsahu 8,30 – 9,99 °C. V poměrně nepravidelných výkyvech je možno vysledovat 2 výrazné nárůsty teplot v zóně P2b, které odpovídají oblastem zvýšeného výskytu litorálních druhů *Psectrocladius sordidellus*-type, *Zavreliomyia*-type A a *Microtendipes pedellus*-type. Celkově dosahují rekonstruované teploty v zónách P2c a P2d nižších hodnot (průměr 9,17 °C) než v P2a a P2b (průměr 9,61 °C). Celý úsek příslušící mladšímu dryasu (P2c a P2d) lze rozdělit na tři části. První (1977,25 – 1968 cm) trvala přibližně 250 let a je charakteristická prudkými teplotními výkyvy v rozsahu 9,80 – 8,30 °C a průměrnou teplotou 9,12 °C. Druhá (1968 – 1962,5 cm) trvala zhruba 300 let, během kterých se odehrály dva menší teplotní výkyvy (8,71 – 9,24 °C) a průměrná teplota byla 8,99 °C. Přibližně v polovině této části prochází hranice mezi zónami P2c a P2d. Třetí část YD (1962,5 – 1953 cm) trvala 550 let, kdy teplota relativně rovnoměrně stoupala od 8,94 do 9,49 °C, průměrná teplota byla 9,29 °C. V zóně P3 se objevují nejvyšší rekonstruované teploty, a to 10,61 °C a 11,38 °C.



Obr. 4.9. Rekonstrukce průměrné červencové teploty na základě nalezených subfossilních pakomárů podle švýcarsko-norského teplotního modelu. Černá křivka zobrazuje modelované teploty včetně RMSP (error bars), červená představuje její vyhlazení metodou LOWESS (lokálně vážená regrese). Zelený svislý pruh značí rozmezí hodnot dlouhodobého průměru červencových teplot určených modelem podle Turka et al., (2014) (12,9 – 13,3 °C).

4.4. Pylová analýza

Pro porovnání změn ve společenstvu subfossilních pakomárů s jiným biologickým proxy byla provedena pylová analýza.

Měnící se poměr pylů dřevin a bylin ve zkoumané části profilu ukazuje na intenzivní změny ve vegetačních formacích v době ukládání sedimentu. Zastoupení dřevin je nejnížší v nejstarší části profilu (zóna P1 a spodní část zóny P2a, přibližně 40 %), V zóně P2b je jejich množství

relativně vysoké, dosahuje přibližně 90 %, vysoké hodnoty přesahují i do předchozí a následující zóny. V zónách P2c a P2d se opět zvyšuje podíl bylin s maximem na hranici mezi těmito dvěma zónami (hloubka 1966 cm). Zóna P3 je charakteristická nejvyšším podílem dřevin z celé zkoumané části, dosahuje 95 % a představuje rozšiřující se zalesnění krajiny v ranném holocénu.

Mezi hlavní dřeviny, které tvoří podíl dřevin ve výše popsáných hloubkách, patří *Juniperus*, *Alnus viridis*, *Betula nana*, *Salix*, *Betula* a *Pinus*. Jedná se o relativně chladnomilné a pionýrské druhy, které nerostou v pevném zápoji a jsou typické pro konec glaciálu. Jsou hojné především v zónách P2a, P2c a P2d, stejně jako bylinné čeledi Poaceae a Cyperaceae, které preferují otevřené vegetační formace. Naopak v zónách P2b a P3 mají větší zastoupení dřeviny *Pinus* a *Betula*, druhy, které preferují o něco vlhčí a teplejší klima, ale zároveň dobré světelné podmínky. Spolu s nimi v těchto zónách roste podíl vlhkomilnějších bylin (tužebník *Filipendula*, lomikámen *Micranthes stellaris*, kopřiva *Urtica*, kapradiny *Polypodiophyta*) a rašeliníku *Sphagnum*. V zóně P1 se objevují také dřeviny *Corylus*, *Picea abies* a *Quercus*, které jsou typické spíše pro holocénní vegetační pokryv.

V pylovém záznamu bylo nalezeno mnoho taxonů, které bývají běžně nacházeny v glaciálních sedimentech, jedná se tedy o druhy chladnomilné a /nebo suchomilné: *Anthemis arvensis*-type (rmen rolní), *Artemisia* (pelyněk), *Dryas octopetala* (dryádka osmiplátečná), *Gnaphalium* (protěž), *Helianthemum* (devaterník), *Rumex acetosa* (šťovík kyselý) a čeleď *Amaranthaceae* (laskavcovité). Jejich pyl byl nalezen především v zónách P1, P2a, P2c a P2d. Spolu s těmito druhy se zde ale objevují také některé vlhkomilnější byliny: *Filipendula*, *Pimpinella major*, *Ranunculus arcis*, *Thalictrum*, *Urtica* a *Botrychium*.

V zónách P1, P2c a P3 byla nalezena litorální šidlatka *Isoetes*, dnes považovaná za glaciální relik. Výrazný je také pík zelené řasy *Bothryococcus braunii* v zóně P2b, tato řasa je v dnešní době součástí vodního květu a preferuje tedy vyšší obsah živin ve vodě.

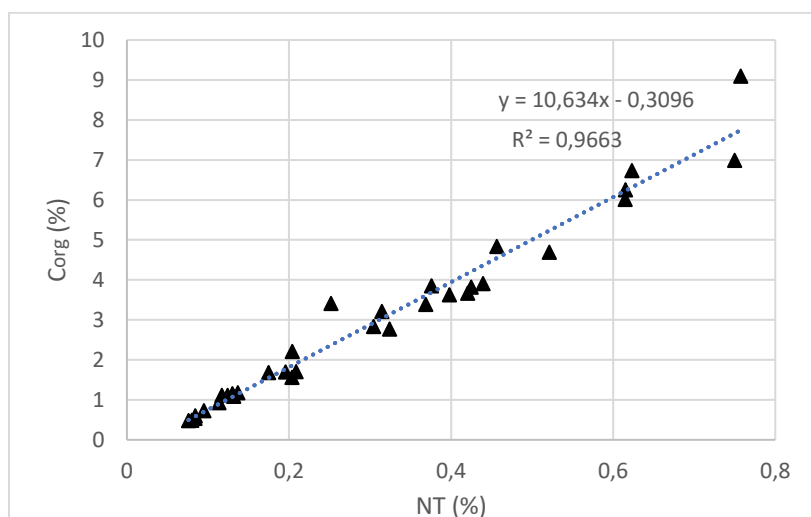
Zóny P2b a P3 lze tedy podle pylové analýzy označit za klimaticky nejprůzračnější, naopak v zónách P2a, P2c a P2d byl nalezen největší výskyt chladnomilných a suchomilných druhů. Některé z nich jsou v některých pylových záznamech považovány za indikátory stadiálů včetně mladšího dryasu. Jedná se především o *Dryas octopetala*, podle které nese tento chladný klimatický výkyv své jméno, dále je to *Artemisia* a *Juniperus*. Pyl těchto rostlin se v nejhojnější míře objevuje v zónách P2c a P2d, které budou s největší pravděpodobností odpovídat právě mladšímu dryasu.

4.5. Geochemická analýza

Hmotnostním spektrometrem byl stanoven obsah organického uhlíku (C_{org}), celkového dusíku (NT) a jejich stabilních izotopů $\delta^{13}C$ a $\delta^{15}N$ ve vybraných vrstvách profilu (Obr. 4.12).

Vzhledem k žulovému podloží v povodí Černého jezera se nepředpokládá, že by se v sedimentu jezera vyskytovala uhličitánová forma anorganického uhlíku, která by mohla ovlivnit hodnoty izotopu ^{13}C . Korekce vzorku na uhličitán proto provedena nebyla.

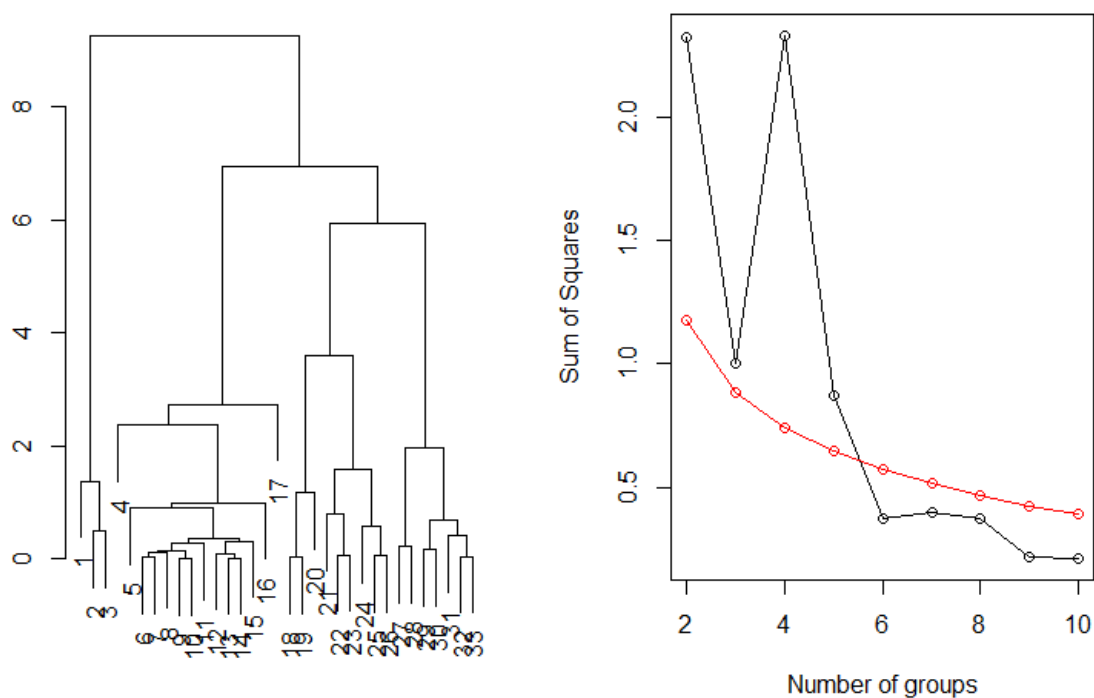
K odhadu původu organické hmoty v jezeře v době vzniku sedimentu byl použit poměr $C_{org}:NT$. Někteří autoři (Choudhary et al., 2009; Ghosh, 2015; Talbot, 2001) však upozorňují na zkreslení výsledků této metody v důsledku přítomnosti anorganického dusíku v sedimentu, a to především v jeho amonné formě, která se váže na některé typy jílovitých minerálů. Z toho důvodu byla vynesena regresní přímka bodového grafu C_{org} versus NT (Obr. 4.10.). Její počátek prochází osou y v záporných hodnotách (-0,3096), což vyvrací přítomnost signifikantního množství anorganického dusíku v sedimentu. Poměr $C_{org}:NT$ lze tedy použít k rekonstrukci původu OM v tomto jezeře.



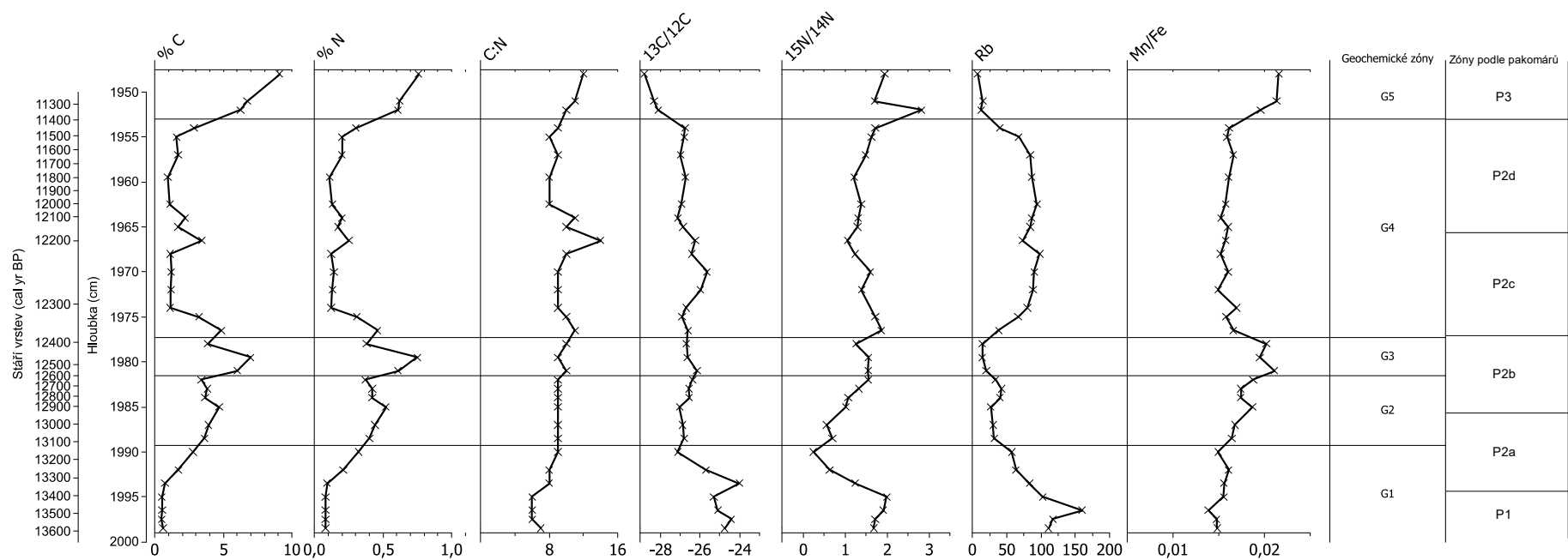
Obr. 4.10. Bodový graf obsahu C_{org} a NT v analyzovaných vrstvách jezerního sedimentu. Regresní přímka prochází osou y v záporných hodnotách, poměr těchto dvou ukazatelů tedy lze použít k rekonstrukci původu OM. Obsah Rb (určený XRF analýzou) byl využit jako hlavní indikátor erozních procesů v povodí spojených s přísunem výrazného množství anorganického materiálu. Poměr manganu a železa (Mn/Fe) je indikátorem anoxických podmínek spojených většinou se zvýšeným rozkladem organické hmoty.

Na tato geochemická data byla aplikována clusterová analýza CONISS, která profil rozdělila do zón podle vzájemné podobnosti. Výsledný kladogram popisuje postupné spojování prvků (Obr. 4.11.). Broken-stick model ověřil signifikantnost 5 zón s hraničními hloubkami 1953, 1977,25, 1981,5 a 1989,25 (Obr. 4.11.).

Tyto zóny jsou ve stratigrafickém grafu zobrazeny pomocí černých vodorovných linií (Obr. 4.12.) a pojmenovány kódy G1 – G5. V pravé části grafu jsou pro porovnání uvedeny také pakomáří zóny určené metodou Binary splitting by information content. Je vidět, že obě metody se shodují v hraničních hloubkách 1953 a 1977,25, mezi které je však vložen předěl v úrovni 1965,75 mezi zónami P2c a P2d, který indikuje změnu společenstva pakomárů především ve výměně taxonů *Zavreliomyia*-type A a *Parakiefferiella bathophila*-type za *Tanytarsus*-type Poland. V dolní polovině se také obě zonace liší, ta pakomáří například více zdůrazňuje změnu v hloubce 1994,75.



Obr. 4.11. Analýza CONISS a broken-stick model provedené na geochemických datech. Broken-stick model určil 5 signifikantních zón s hraničními hloubkami 1953; 1977,25; 1981,5 a 1989,25.



Obr. 4.12. Obsah organického uhlíku (% C), celkového dusíku (% N), poměru C:N, $\delta^{13}\text{C}$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), $\delta^{15}\text{N}$ ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), rubidia (Rb) a poměru Mn:Fe v analyzované části profilu. Množství Rb je uvedeno v jednotkách ppm. Profil je rozdělen na 5 zón, které byly určeny analýzou CONISS podle geochemických dat. Pro porovnání jsou v pravé části grafu umístěny také zóny určené metodou binary splitting by information content podle pakomářích dat.

Podíl organické hmoty v jezerním sedimentu je velmi nízký. Obsah C_{org} se v celém profilu pohybuje v rozmezí od 0,48 % do 9,10 %, obsah NT pak v rozsahu od 0,08 % do 0,76 %. Nejnížší hodnoty těchto dvou ukazatelů obsahoval nejstarší sediment v zóně G1 (průměrně 1,04 %, resp. 0,14 %), nejvyšší lze nalézt v nejmladší holocenní zóně G5 (průměrně 7,36 %, resp. 0,66 %). Vysoký obsah C_{org} a NT se objevuje také v zóně G3 (průměrně 5,62 %, resp. 0,58 %) s přesahem do předcházející i následující zóny. Podobné hodnoty jako v zóně G1 vykazuje také zóna G4, kde se však v prostřední části zóny objevuje drobnější pík.

C:N poměr indikuje původ organické hmoty v sedimentu. Pro biomasu fytoplanktonu, tvořící autochtonní organickou hmotu, jsou typické hodnoty menší než 10. Biomasa terestrických rostlin, tedy allochtonní OM, se naopak vyznačuje hodnotami většími než 20. Rozmezí mezi 10 a 20 indikuje kombinaci těchto dvou typů. Hodnoty C:N se v Černém jezeře jezeře pohybují kolem 8, naprostá většina OM v sedimentu tedy pochází z autochtonních zdrojů. Vyšších hodnot dosahuje pouze v již výše zmíněném píku v okolí vrstvy 1965 a v holocenní zóně G5 (max. 14), kde indikují zvýšený přísun allochtonní OM z povodí (Meyers and Lallier-Vergès, 1999).

Nejvyšší hodnoty izotopu $\delta^{13}C$ (až -25,3 ‰) se soustřeďují v zóně G1, dále klesají přibližně k -27 ‰ a kolem této hodnoty kolísají v průběhu následujících tří zón. Tato hodnota poměru mezi stabilními izotopy uhlíku je typická pro oligotrofní jezera. V G5 dochází k výraznému poklesu až na -28,8 ‰, což může indikovat zvýšení intenzity fotosyntézy a anaerobní bakteriální činnosti související s holocenním oteplením.

Hodnoty $\delta^{15}N$ jsou v zóně G1 stejně jako v případě $\delta^{13}C$ relativně vysoké (2,5 ‰), pak ale prudce klesnou (0,7 ‰). Následuje postupný nárůst až k horní hranici zóny G3, dále křivka kolísá okolo 2 ‰. Od vrstvy 1959,5 lze vysledovat určitý stoupající trend s lokálním maximem v hloubce 1952. Křivka $\delta^{15}N$ má tedy v zóně G5 na rozdíl od G1 opačný směr než křivka $\delta^{13}C$. Už na první pohled je vidět, že křivka Rb má výraznou souvislost s průběhem křivky organického uhlíku, a to takovou, že tam, kde množství C_{org} v sedimentu klesá, množství Rb stoupá, a naopak. Nejvyšších hodnot tak dosahuje v zóně G1 (111 ppm), pak postupně klesá až k horní hranici zóny G3, kde dosahuje hodnot 14 ppm. V následující zóně obsah Rb roste a tvoří oblouk přes celou zónu G4. Uprostřed něj je zřetelný drobný pokles odpovídající nárůstu hodnot C_{org} . V tomto časovém období byla pravděpodobně snížena intenzita eroze, která je jinak typická pro YD. V holocenní zóně G5 je obsah Rb velmi nízký, což souvisí s rozvojem vegetace, tvorbě půd, a tedy zabránění erozi povrchových hornin.

Poměr Mn/Fe bývá v paleolimnologických studiích častou používán jako indikátor anoxických podmínek v jezeře, za těchto okolností se oxidované formy těchto prvků redukují na Fe^{+2} a Mn^{+2} . Redukovaná forma železa je ale ve vodním sloupci mnohem méně stabilnější než mangan, proto je při anoxických podmínkách nižší obsah Mn a tedy i Mn/Fe v sedimentech. Nízké hodnoty Mn/Fe bývají obvykle spojeny s vysokým množstvím OM (Koinig et al., 2003). V případě Černého jezera jsou ovšem části profilu s relativně vyšším Mn/Fe v zónách G3 a G5, kde je vyšší obsah C_{org} , tedy i organické hmoty. V porovnání s mezotrofními nebo eutrofními jezery je ale obsah OM v sedimentu tak nízký, že průběh poměru Mn/Fe nelze interpretovat jako změnu redoxního potenciálu na dně jezera. Je možné, že železo a mangan pocházejí přímo z detritu, proto jsou jejich vyšší koncentrace přítomné právě v zónách G3 a G5.

5. Diskuze

5.1. Zařazení do historického kontextu

Klimatické výkyvy na přelomu posledního glaciálu a holocénu jsou dobře zdokumentované např. v grónském ledovcovém vrtu GRIP (Rasmussen et al., 2006), kde jsou pomocí kyslíkových izotopů v jednotlivých vrstvách ledu popsány všechny odpovídající stadiály a interstadiály včetně mladšího dryasu, který přísluší stáří 12 650 do 11 500 let BP. Ne ve všech zeměpisných šířkách ale tyto klimatické změny proběhly přesně ve stejnou dobu, navíc odpovědi bioty mohly proběhnout s určitým časovým posunem.

V Černém jezeře přísluší začátek holocénu stáří 11 400 cal. let BP, odpovídajícímu hloubce 1953. Změna je zřetelná jak v biotických, tak v geochemických proxy. Pylová analýza potvrdila v tuto dobu zřetelný ústup chladnomilných a suchomilných rostlin a nárůst pylů dřevin, společenstvo pakomárů na zlepšení klimatických podmínek reagovalo prudkým nárůstem druhové diverzity. V sedimentu se zvýšilo množství, organické hmoty, která obsahovala větší podíl alochtonních komponentů než ve starších hloubkách.

Začátek mladšího dryasu odpovídá přibližně hloubce 1977,25 cm a stáří 12 400 cal. let BP a spadá tak do zón P2c a P2d. V těchto zónách bylo klima podle analyzovaných dat chladné a mnohem méně příznivé než v předchozí (P2b) i následující zóně (P3). Trvání YD je přibližně 1 000 let, což je o něco méně, než je běžné v evropských studiích zabývajících identifikací tohoto období v jezerních sedimentech (12 750 - 11 500 cal yr BP podle Aarnes et al., 2012; 12 870 – 11 110 cal yr BP podle Buczkó et al., 2012; 12 680 – 11 590 cal yr BP podle Litt et al., 2001; 12 630 – 11 510 cal yr BP podle Zawiska et al., 2015). Chladná klimatická epizoda v nich obvykle začíná dřív a končí později, což může být způsobeno odlišnou reakcí bioty nebo jiným průběhem YD v jiných zeměpisných šířkách (zkoumány jsou často sedimenty jezer ve Skandinávii, případně ve vyšších nadmořských výškách Alp). Clusterová analýza sice ukázala změnu ve společenstvu pakomárů přibližně v polovině YD (hranice zón P2c a P2d), její signifikantnost však potvrzena nebyla. U geochemických proxy k žádné výrazné změně v dotýčených hloubkách nedošlo, výzkum tedy neprokázal přítomnost dvou odlišných fází mladšího dryasu, jako tomu bylo např. v případě sedimentů jezera Švarcenberk (Hošek et al., 2014) nebo Rehweise (Neugebauer et al., 2012).

Zóny P2a a P2b odpovídají podle všech proxy klimatickému výkyvu s příznivějšími podmínkami, než byly v následujícím mladším dryasu i v předchozí zóně P1. Toto teplejší období pravděpodobně odpovídá Allerödu (12 400 – 13 390 cal yr BP), často identifikovaného v evropských sedimentech jako období se zvýšeným podílem pylu dřevin a jiných rostlin

vyžadujících příznivější teplotní a vlhkostní podmínky (Litt et al., 2001) popřípadě nárůstu poměru kyslíkových izotopů $\delta^{18}\text{O}$ měřených v bulkovém sedimentu (van Raden et al., 2013). Zóna P2b je charakteristická zvýšenou přítomností litorálních druhů pakomárů, jejichž procentuální podíl i abundance ale v hloubce 1981,5 – 1983,5 (12 590 – 12 770 cal yr BP) klesá. Nárůst pylů bylin na úkor dřevin se objevuje ve stejnou dobu, stejně tak pokles v obsahu organické hmoty a drobný nárůst koncentrací Rb. Je možné, že tento chladný event představuje Gerzensee oscilaci, která je známá právě z jezera Gerzensee (van Raden et al., 2013), kde byla identifikována v hloubce odpovídající stáří 12 989 až 13 274 cal yr BP, případně z českého jezera Švarcenberk pak 13 100 až 13 200 cal yr BP) (Hošek et al., 2014). Vzhledem k nejasnému datování spodních vrstev profilu však není možné s jistotou říci, jestli je výkyv viditelný v proxy datech z Černého jezera, jehož stáří je podle depth-age modelu o 400 let mladší, skutečně Gerzensee oscilace.

Zóna P1, charakterizovaná velmi nízkým obsahem organické hmoty, nízkou abundancí i druhovou diverzitou subfossilních pakomárů i pylu dřevin a vysokou erozí anorganického materiálu (obsah rubidia), indikuje výrazně chladné klimatické období. Pravděpodobně se jedná o krátký stadiál zvaný Older Dryas, případně GI-1d v ledovcovém vrtu GRIP. Identifikován byl také např. v jezeře Meerfelder Maar v hloubkách odpovídajícím stáří 13 390 až 13 550 cal yr BP (Litt et al., 2001) nebo v jezeře Lukie v Polsku, kde jeho konec stanovili na dobu před 13 650 lety BP (Zawiska et al., 2015). Datové určení zóny P1 v profilu Černého jezera tomuto chladnému stadiálu odpovídá.

5.2. Interpretace zonace

Zóna P1 (1999,5 – 1994,5) – Starší dryas (Older Dryas)

Stáří nejspodnější části profilu bylo depth-age modelem určeno na 13 583 – 13 381 cal yr BP. Sediment je tvořený hlavně anorganickou frakcí s minimem organické hmoty, obsah organického uhlíku se pohybuje kolem 0,53 %, obsah dusíku kolem 0,08 %. Extrémně nízký poměr C:N (~ 6) ukazuje na striktně autochtonní původ ukládané organické hmoty. Černé jezero bylo v tu dobu ultraoligotrofní s velmi nízkou primární produkcí. Pro menší oligotrofní jezera je vysoký podíl autochtonní OM typický Gu et al., 1996).

Poměr manganu a železa se pohyboval, stejně jako v téměř celém profilu kolem hodnoty 0,015. Z toho lze usuzovat, že hypolimnium bylo dobře prokysličené a k anoxii v něm nedocházelo. Velmi vysoké hodnoty Rb (přes 150 ppm) naznačují intenzivní erozi v povodí v důsledku nedostatečně rozvinutých půd a vegetace.

Podíl izotopů uhlíku je poměrně vysoký ($\delta^{13}\text{C} > 25 \text{ ‰}$), což může být vysvětleno vyčerpáním rozpuštěného CO_2 z vody rostlinami a následného příjmu izotopicky těžšího HCO_3^- v důsledku hydrologické izolace jezera, vyschnutí přítoků díky suchému klimatu. Meyers, (1990) vysvětluje podobnou změnu $\delta^{13}\text{C}$ zvýšenou produktivitou řas, které díky fotosyntéze produkují izotopicky lehčí organickou hmotu. V Černém jezeře je ale podíl OM v této zóně velmi nízký, připadá tedy v úvahu právě jeho druhé vysvětlení, hydrologická izolace jezera.

Podíl izotopů dusíku $\delta^{15}\text{N}$ je v celém profilu relativně nízký (0,7 až 2,4 ‰) stejně jako celkový obsah dusíku. V jezeře pravděpodobně velmi často docházelo k limitaci dusíkem, která je zde hlavním faktorem ovlivňujícím $\delta^{15}\text{N}$. Při ní jsou organismy nuceny přijímat také těžší izotop ^{15}N , protože lehčí ^{14}N , který preferují, bývá vyčerpán (Hodell and Schelske, 1998). V zóně P1 je $\delta^{15}\text{N}$ nejvyšší z celé analyzované části profilu (až 2,49 ‰), jezero bylo v tu dobu ultraoligotrofní, takže i přes nízkou produktivitu si organismy o dusík konkurovaly.

Abundance nalezených subfossilních pakomárů je velmi nízké (do 20 jedinců v jedné vrstvě). Ve společenstvu nejsou dominantní taxony *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladius grimshawii*-type a *Procladius* sp. jako ve svrchnějších vrstvách, ale jsou rovnoměrně doplněny chladnomilnými stenotermními (ultra)oligotrofními druhy *Pseudodiamesa*-type, *Paracladopelma*-type, *Paracladius*-type. Žádný z nich není striktně litorální, je proto možné, že hladina jezera byla poměrně nízká a litorály nebyly příliš vyvinuté. Rekonstruovaná teplota dosahuje v této zóně nejnižších hodnot, podle švýcarsko-norského modelu se pohybuje mezi 8,5 a 10,5 °C.

Abundance nalezených subfossilních pakomárů je velmi nízké (do 20 jedinců v jedné vrstvě). Ve společenstvu nedominuje žádný taxon, v podobných abundancích se tu vyskytují chladnomilné oligostenotermní (ultra)oligotrofní druhy *Pseudodiamesa*-type, *Paracladopelma*-type, *Paracladius*-type a chladnomilné oligotrofní druhy *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladius grimshawii*-type. Stejně početný *Procladius* sp. často bývá součástí iniciálního stádia glaciálních jezer a setrvává i během holocénu (Tátosová et al., 2006). Jeho subfossilní zbytky nelze určit do druhu, nicméně jeho potravní strategie – je dravec – mu patrně umožňuje osidlovat velmi různorodá stanoviště. Žádný z uvedených taxonů není striktně litorální, je proto možné, že litorály nebyly příliš vyvinuté, např. jako důsledek nízké hladiny v období sucha. Rekonstruovaná teplota dosahuje v této zóně nejnižších hodnot, podle švýcarsko-norského modelu se pohybuje mezi 8,5 a 10,5 °C.

Podle pylového záznamu byla vegetace v okolí jezera tvořena otevřenými formacemi roztroušených dřevin *Juniperus*, *Betula nana* a *Alnus viridis*, které bývají často nacházeny v glaciálních sedimentech evropských jezer (Magyari et al., 2012; Zawiska et al., 2015).

Z bylinných forem převládaly trávy čeledi *Poaceae* doplněné sucho- a chladnomilnými rody *Artemisia*, *Helianthemum*, *Rumex*, *Gnaphalium* a *Dryas*. Pyl vlhkomilných bylin *Filipendula*, *Thalictrum* a čeledi *Cyperaceae*, který se v této zóně také vyskytoval, pravděpodobně pocházel z břehových porostů přítoků jezera. Litorály hostily mech rodu *Sphagnum*. Mezi pyly dřevin se objevily také *Quercus*, *Corylus* a *Picea* náročnější na teplotní a vlhkostní podmínky, které pravděpodobně v tuto dobu přežívaly v níže položených refugiích a jejichž pyl by mohl být do jezera navát skrz otevřenou vegetaci.

Zóna P2a (1994,5 - 19986) – Začátek Allerödu

Tato zóna pravděpodobně přísluší začátku teplého interstadiálu Alleröd, klima se postupně otepluje a zvlhčuje, dochází k postupnému rozvoji společenstev uvnitř jezera a nárůstu organické hmoty v sedimentu ($C_{org} = 3,9 \%$, $TN = 0,44 \%$), jejíž původ je stále autochtonní, jak naznačuje C:N poměr ~ 8 (Meyers and Lallier-Vergès, 1999). Jakkoli za zvýšením obsahu organické hmoty v sedimentu stojí produktivita jezera a nikoliv zdroje z povodí, intenzita primární produkce nebyla natolik vysoká, aby docházelo k rozvoji anoxie v hypolimniu, jak naznačují hodnoty Mn/Fe.

Obsah Rb v sedimentu klesá s postupným zarůstáním povodí vegetací a snižující se erozí. Stejný pokles sledovali např. Hošek et al., (2014) v pozdně glaciálním sedimentu jezera Švarcenberk v jižních Čechách.

Poměr izotopů uhlíku $\delta^{13}C$ klesl v průběhu první poloviny zóny P2a na $-27,1 \%$, což je hodnota typická pro jezera mírného pásma, kde jsou zdrojem OM C3 rostliny, ať už terestrické, nebo vodní (Leng and Marshall, 2004; Meyers and Lallier-Vergès, 1999). Klesal také poměr izotopů dusíku $\delta^{15}N$ až na $0,42 \%$. Možným vysvětlením je rostoucí produktivita jezera v důsledku oteplení klimatu doplněná zvýšeným přísunem živin z povodí, ve kterém se začaly rozvíjet půdy i vegetace. Vodní organismy měly dostatek živin, tolik si nekonkurovaly a mohly přijímat přednostně lehčí ^{15}N .

Druhová diverzita pakomárů byla poměrně nízká, dominovaly profundální druhy *Micropsectra radialis*-type, *Procladius* sp. a *Heterotrissocladius grimshawii*-type, který v nejspodnější části této zóny zcela převládal. Poměrně hojný byl také litorální druh *Psectrocladius sordidellus*-type, v menší míře byly přítomné také *Micropsectra contracta*-type, *Tanytarsus lugens*-type a *Paratanytarsus austriacus*-type. *M. contracta* je často nacházena v litorálech horských jezer (Nevalainen and Luoto, 2012), nicméně se může vyskytovat také v profundálech (Luoto et al., (2011). Habitatové preference rodu *Paratanytarsus* nejsou zcela jasné. Armitage et al., (1995) popisuje výskyt rodu v litorálech spíše bez vegetace, zatímco Boggero et al., (2006) tvrdí, že

výskyt tohoto rodu je podmíněn vodními makrofyty. Podle výsledků pylové analýzy v této zóně k rozvoji makrofyt nedošlo, žádný z výše uvedených taxonů pakomárů proto pravděpodobně nebyl na tyto rostliny přímo vázán. Rekonstruovaná teplota na začátku zóny výrazně roste, poté však vykazuje navzdory známám oteplování klimatu z ostatních proxy klesající trend s několika výkyvy, což může být způsobeno nestálostí podnebí, která bývá na konci glaciálů běžná.

Vegetační pokryv v okolí jezera v tomto období postupně zarůstal dřevinami, převážně rody *Betula* a *Pinus*. Tyto světlomilné mělce kořenící stromy nevyžadují hluboké půdní horizonty, jsou však více náročné na vlhkostní poměry než také přítomný *Juniperus* a *Alnus*. Přítomnost celé řady suchomilných bylin (*Artemisia*, *Helianthemum*, *Poaceae*, *Amaranthaceae* a další) naznačují, že i přes postupné zlepšování klimatu nedominovaly ve společenstvu druhy typické pro interstadiály. Ty pravděpodobně na začátku tohoto klimatického výkyvu stále ještě přetrvávaly v refugiích a na lokalitu nestačily domigrovat. Přítomné jsou také stejně jako v předchozí zóně vlhkomilné druhy rostoucí na březích jezera a jeho přítoků.

Zóna P2b (1986 – 1977,25) – Alleröd, Gerzensee oscilace

Tento úsek sedimentu přísluší pravděpodobně vrcholu interstadiálu Alleröd, kdy se podnebí výrazně oteplilo a zvlhčilo. Produktivita jezera nabyla vyšší intenzity, jak ukazuje výrazný pík C_{org} a TN (průměrně 4,63 % resp. 0,5 %). Systém ale byl stále oligotrofní a většina OM v sedimentu i v této zóně pocházela z autochtonních zdrojů. Drobné zvýšení poměru C:N (z 9 na 10) v druhé polovině zóny by však mohlo naznačit malý podíl terestrické organické hmoty z povodí.

$\delta^{15}N$ v této zóně postupně vzrostlo (z 1,51 na 1,76 ‰), což může být vysvětleno zvyšující se produktivitou jezera, rozvojem společenstva fytoplanktonu a zvyšující se kompeticí organismů o živiny (Teranes and Bernasconi, 2000).

Velmi nízké hodnoty Rb (14 ppm) naznačují utlumení eroze v důsledku tvorby půd a jejich zpevňování rozšiřující se vegetací. Hodnoty Mn/Fe jsou v této zóně vyšší než v zóně předchozí i následující ($> 0,015$). Železo se redukuje mnohem snáz a dvojmocné železnaté kationy jsou mnohem méně stálé než kationty manganaté (Davison, 1993), proto bývají nízké hodnoty Mn/Fe interpretovány jako přítomnost anoxických podmínek v sedimentu. Toto pozorovali např. Koinig et al., (2003) v jezeře ve Švýcarských alpách, kde se nízké hodnoty Mn/Fe objevovaly spolu s vysokými koncentracemi C_{org} . V případě Černého jezera jde ale o jinou situaci, křivka Mn/Fe stoupá právě v místech vysokého množství OM v sedimentu, kde tedy

neindikuje anoxii. Železo a mangan zde pravděpodobně pocházejí právě z organické hmoty, a proto jsou jejich koncentrace v této části profilu vyšší.

Stále vyrovnaná křivka $\delta^{13}\text{C} \sim -26 \text{ ‰}$ nenaznačuje žádné významné procesy ať už uvnitř jezera nebo v povodí, které by způsobily změny v izotopovém složení organické hmoty. Hodnoty i v této zóně (-26 ‰) jsou typické pro jezera mírného pásma (Meyers, 2003).

Společenstvo pakomárů reagovalo na zlepšení klimatu jak nárůstem druhové diverzity, tak nárůstem abundancí jednotlivých taxonů. Dominantní byly stále profundální *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladius grimshawii*-type a *Procladius* sp. Ve vrstvách, kde dominuje *M. radialis*, je abundance *H. grimshawii* nižší a naopak. Toto střídání se objevilo i v mladších zónách převážně tam, kde se mění množství OM v sedimentu. Vypadá to, že v prostředí s více organickým sedimentem kompetičně vítězila *M. radialis*, kdežto *H. grimshawii* živící se nárosty bakterií na minerálním sedimentu ve více organickém profundálu tolik neprosperoval. Tyto dominantní druhy doplňovali *Psectrocladius sordidellus*-type, *Zavreliomyia*-type A a *Microtendipes pedellus*-type, *Cricotopus sylvestris*-type, *Parakiefferiella bathophila*-type a *Sypmossiocladius* sp, litorální druhy, které bývají často spojovány s vodními makrofyty (Brooks et al. 2007). Jejich výskyt je zvýšený na začátku a na konci zóny, kdy pro ně byly klimatické podmínky umožňující rozvoj litorálních habitatů nejpriznivější. Uprostřed zóny byli nahrazeni chladnomilnějšími druhy *Corynoneura arctica*-type a *Heterotrissocladius marcidus*-type, kteří poukazují na krátkodobé ochlazení v období 12 650 – 12 900 cal yr BP. Na změnu klimatu reagují i ostatní proxy, množství Rb kleslo o 20 ppm, obsah C_{org} o 3 %, obsah NT o 0,3 %, podíl pylu dřevin z 90 na 82 %. Tento chladný výkyv by mohl odpovídat Gerzensee oscilaci, během které došlo k relativně krátkodobému poklesu produktivity jezera a rozvolnění vegetace v povodí. Rekonstruovaná teplota v první části zóny osciluje, zřetelný je pokles cca o 0,5 °C, který svojí polohou odpovídá píku chladnomilného druhu *Corynoneura arctica*.

V pylovém diagramu je zřetelný ústup typicky glaciálních rostlin, místo nich se zvyšuje podíl dřevin *Betula* a *Pinus*. Přibývá také zastoupení některých vlhkomilnějších bylin, jako jsou *Filipendula*, *Urtica*, *Micranthes stelar*is a kapradiny Polypodiophyta. Kokální zelená řasa *Botryococcus*, která je v současné době součástí vodního květu a preferuje tedy eutrofnější podmínky, má v této zóně těžiště svého výskytu, což podporuje zařazení zóny do teplé oscilace Alleröd.

Zóna P2c (1977,25 – 1965,75) – První polovina mladšího dryasu

Prudký pokles C_{org} a TN (o 3,7 % resp. 0,34 %) ukazuje na velké snížení produktivity jezera v tomto období. C:N poměr zůstává více méně stabilně na hodnotě 8, která indikuje autochtonní původ OM v sedimentu. Obsah Rb v průběhu zóny vystoupal až na 98 ppm, které značí velmi intenzivní erozi v povodí. Poměr Mn/Fe je oproti předchozí zóně nižší (0,015), odpovídá poklesu v přísunu organické hmoty a dobře prokysličenému hypolimniu.

Křivka $\delta^{13}C$ tvoří v této zóně nevysoký oblouk, kde hodnoty vystoupají k -25,65 ‰. Pravděpodobně to značí další hydrologickou izolaci jezera v důsledku vyschnutí přítoků, která zapříčinila zvýšený příjem těžkých izotopů organismy. Křivka $\delta^{15}N$ zůstává i přes evidentní změny v povodí i v jezeře na stejné úrovni jako v předchozí zóně. Důvodem může být snížení produktivity a kompetice fytoplanktonu o živiny kompenzované sníženým přísunem dusíku z povodí. K limitaci tak dochází i přes snížení počtu organismů v jezeře (Teranes and Bernasconi, 2000).

Druhá diverzita pakomárů klesla, stejně jako jejich abundance, v sedimentu bylo nalezeno velmi málo jedinců (100–200 ind./1 g). V profundále nejprve dominuje *M. radialis*, pak je nahrazena *H. grimshawii* pravděpodobně z důvodu poklesu obsahu OM v sedimentu.

Litorálních druhů v průběhu zóny postupně ubývá, na začátku (v oblasti s dominantní *M. radialis*) je přítomno více taxonů včetně *Psectrocladius sordidellus*-type a *Cricotopus intersectus*-type, který preferuje klimaticky mírnější podmínky temperátních jezer (Brooks et al., 2007). Později tyto druhy vymizí a zůstává pouze *Parakiefferiella bathofila*-type a *Zavreliomyia*-type A, která je chladnomilným oligostenotermním druhem žijícím v horských bystrinách nebo litorálech horských jezer (Hamerlík and Bitušík, 2009), a dobře tedy snáší chladné klima mladšího dryasu. Rekonstruované teploty jsou oproti zóně P2b nižší (průměrně 9,57 °C), i když stále vykazují relativně mnoho oscilací.

Pyl dřevin poklesl z 95 % na 70 %, vegetace tvořila otevřenější formaci s dominantním druhem *Juniperus*. Hojné byly také druhy bylin typické pro chladné a suché podnebí mladšího dryasu – *Dryas octopetala*, *Artemisia*, *Helianthemum*, *Rumex acetosa* a další. Stejně jako v zóně P2a byly přítomné také některé vlhkomilné druhy (*Filipendula*, *Ranunculus acris*, *Pimpinella major*).

Zóna P2d (1965,75 - 1953) – Druhá polovina mladšího dryasu

Geochemické proxy se v zónách P2c a P2d nelišily tolik jako společenstvo pakomárů, křivky C_{org} , TN, C:N, Rb mají po celý YD podobný charakter s výjimkou zřejmého výkyvu v jeho prostřední části (na hranici zón P2c/P2d v hloubce 1965,75 cm). Zde došlo k nárůstu obsahu

C_{org} z 1,12 % na 3,41 % a NT z 0,12 % na 0,25 %. Zvýšené množství organické hmoty bylo pravděpodobně tvořeno nejenom biomasou planktonu, ale také allochtonním materiálem přinášeným z povodí, protože hodnoty C:N dosáhly 14. Meyers and Lallier-Vergès, (1999) uvádí jako možný důvod zvýšení C:N také snížení hladiny a následný přesun organických sedimentů z litorálu do středu jezera. Batymetrie Černého jezera však ukazuje, jak prudké jsou břehy jezera, výrazné usazování sedimentů mezi velkými kameny v litorálu je tedy nepravděpodobné. Obsah Rb v této hloubce mírně poklesl (o 25 ppm). Tato změna by mohla indikovat krátkodobé zlepšení klimatických podmínek včetně zvýšení humidity a následného rozvoje vegetace, díky čemuž bylo do jezera splavováno více OM z povodí. Hodnoty $\delta^{15}\text{N}$ ani poměr Mn/Fe během tohoto výkyvu uprostřed YD však žádné změny nevykazovaly, stále kolísaly kolem stejných hodnot jako v zóně P2c. Hodnoty $\delta^{13}\text{C}$, zvýšené v první půlce mladšího dryasu, v jeho druhé půli klesají zpět na -26,7 ‰, je tedy možné, že po krátké vlhké epizodě už se klima nevrátilo do původního extrémně suchého stavu. $\delta^{15}\text{N}$ se pohybuje kolem 1,8 ‰ stejně jako v předchozí zóně.

Společenstvo pakomárů i v této zóně nebylo příliš druhově bohaté, dominantními druhy byli stále *M. radialis*-type, *H. grimshawii*-type a *Procladius* sp. Litorální druhy *Parakiefferiella bathofila*-type a *Zavreliomyia*-type A však vymizely a místo nich se objevili *Corynoneura arctica*-type a *Tanytarsus*-type Poland. Druh *C. arctica* je v dnešní době znám jako litorální taxon vázaný na makrofyta žijící převážně v chladných horských jezerech, který se ale může vyskytovat také i v nižších nadmořských výškách (Brooks et al. 2007). Ekologie druhu *Tanytarsus*-type Poland není známá vůbec, taxon byl identifikován na základě studie I. Laroque-Tobler (Larocque-Tobler, 2014), kde je popsána pouze jeho morfologie. Rod *Limnophyes* sp. zahrnuje druhy, které jsou semiterestrické nebo dokonce terestrické (Armitage et al., 1995). Rekonstruovaná teplota v průběhu celé zóny postupně stoupala, až dosáhla v hloubce 1953 cm hodnot 9,6°C. Stoupala poměrně plynule, prudké výkyvy jako v předchozích zónách se zde nevyskytovaly.

Na začátku zóny P2d tvořily dřeviny v pylovém záznamu jen 65 %, jejich podíl ale postupně rostl. Dominoval jim rod *Juniperus*, na konci zóny se ve větší míře ve vegetaci prosadila také *Betula* a *Pinus*. Co se týče bylin, přítomné byly podobné suchomilné rostliny jako v první půlce mladšího dryasu, pokleslo však množství nalezeného pylu rodů *Thalictrum* a *Urtica*, které jsou vlhkomilnější a v dnešní době jsou nalézány v lužních lesích. Objevily se také kolonie kokální řasy *Botryococcus brauni*, což naznačuje určité zmírnění klimatu, i když ne v takové míře jako v zóně P2b, a možná taky rozvoj litorálů vhodných pro tuto řasu.

Zóna P3 (1953 - 1948) – Začátek holocénu

Holocénní oteplení se projevilo ve všech sledovaných proxy. Obsah C_{org} a NT vzrostl na nejvyšší hodnoty celého profilu (9,10 % a 0,76 %) a poměr C:N ~ 14 ukázal na zvětšující se podíl terestrických rostlinných zbytků v této organické hmotě. Obsah Rb v sedimentu poklesl téměř k nule z důvodu zvýšené mocnosti půd a zarůstání povodí lesem. Mn/Fe stoupl podobně jako v zóně P2b kvůli vyššímu obsahu těchto prvků v OM. Množství rozložitelné organické hmoty bylo i nadále příliš nízké na to, aby v hypolimniu docházelo k vyčerpání kyslíku a došlo proto k poklesu Mn/Fe.

U křivky $\delta^{13}C$ došlo k významnému poklesu na nejnižší hodnoty -28,8 ‰. Pravděpodobným důvodem může být odtok lehké degradované OM z půd v povodí. Půdní bakterie totiž přednostně zpracovávají lehčí izotopy uhlíku (i dusíku), které se ve formě jednoduchých rozpuštěných látek odplavují (Hammarlund et al., 2004; Wolfe et al., 2003). Dalším důvodem výrazného snížení hodnot $\delta^{13}C$ může být methanogeneze probíhající přímo v sedimentu (Meyers and Lallier-Vergès, 1999). Zde ale vzhledem k nízkému celkovému obsahu OM (10 %) ale asi methanogeneze při snížení $\delta^{13}C$ významnou roli nehrála.

Hodnoty $\delta^{15}N$ v průběhu zóny P3 rostou, důvodem je pravděpodobně stejně jako v zóně P2b zvyšující se produktivita jezera spojená s větší limitací dusíku. Thevenon et al., (2012) dávají nárůst $\delta^{15}N$ (2-4 ‰) spojený s poklesem $\delta^{13}C$ (-17 až -15 ‰) a nárůstem množství OM v sedimentu na začátku holocénu (9 300 cal yr BP) do souvislosti s rozvojem anoxických podmínek ve vodním sloupci.

Vysoká druhová diverzita pakomárů byla hlavním rysem společenstva v této zóně. Dominantními druhy zůstali *M. radialis*-type, *H. grimshawii*-type a *Procladius* sp., objevilo se ale mnoho taxonů, které se v předchozích úsecích nevyskytovaly, např. *Tanytarsus pallidicornis*-type, *Dicrotendipes nervosus*-type nebo *Cladotanytarsus mancus*-type 1, typičtí pro litorály teplých jezer s vyšší produktivitou (Brooks et al. 2007). Rekonstruovaná teplota zde byla nejvyšší z celé analyzované části profilu, v hloubce 1948 dosáhla 10,6 °C. Pokud by se rekonstrukce provedla i pro mladší vrstvy, teplota by v průběhu preboreálu a boreálu pravděpodobně dále stoupala, protože průměrná červencová teplota 10,6 °C je stále více než o dva stupně nižší, než je dlouhodobý teplotní normál 1961–1990 pro tento měsíc.

Podíl pylu dřevin přesáhl v této zóně 95 %, dominantními druhy byla *Betula* a *Pinus*. Pyl chladnomilných a suchomilných rostlin typických pro stadiály (*Juniperus*, *Helianthemum*, *Dryas octopetala*, *Artemisia*) téměř vymizel a byl nahrazen skupinami *Poaceae* a *Polypodiophyta*. Druhy typické pro holocén (např. *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia*) se však ve velkém množství neobjevily, patrně ještě nestačily domigrovat z refugií.

5.3. Srovnání teplotního průběhu mladšího dryasu s jinými evropskými lokalitami

Rekonstrukce průměrné červencové teploty podle společenstev pakomárů byla provedena na různých lokalitách v Evropě. Byly využity různé modely s datasey jezer z různých oblastí, např. Švýcarska, Norska nebo Ruska, nejčastěji používaným modelem je však švýcarsko-norský WA-PLS model (Heiri et al., 2011), který je díky velmi širokému rozpětí proměnných v datasetu použitelný i v jiných oblastech, než jsou Alpy a Skandinávie.

Například Millet et al., (2012) rekonstruovali průměrnou červencovou teplotu v období pozdního glaciálu podle sedimentového kóru jezera Ech v západních Pyrenejích ležícího v nadmořské výšce 710 m, kde je současná průměrná červencová teplota 17,1 °C. Rekonstruovaná teplota se v starším dryasu pohybovala mezi 11 a 13 °C, v období pozdně glaciálního interstadiálu až 19 °C. V mladším dryasu klesla na 16 °C, na začátku holocénu opět stoupla až na 17 °C (což je srovnatelné s tamní současnou teplotou), teplotní skok tedy zdaleka nebyl tak intenzivní jako při předchozím oteplení. Rozsah teplotních změn v celém sledovaném období byl ale mnohem větší než v případě Černého jezera.

Podle švýcarsko-norského modelu rekonstruovali teplotu také Tóth et al., (2012) v rumunských horách Retezat (jezero Brazi, sedimentární profil starý 15 500 až 10 000 cal yr BP). Jezero leží v nadmořské výšce 1740 m a současná průměrná červencová teplota je 11 °C. V nejstarších vrstvách (do 14 500 cal yr BP) se teploty pohybovaly kolem 5,5 °C (GS-2), následně kolísaly mezi 8 a 9 °C (GI-1 a GS-1). Mezi GI-1, tedy interstádiem Bölling-Alleröd, a GS-1 (mladším dryasem) nebyl v rekonstruovaných teplotách viditelný žádný rozdíl, pouze přibližně v polovině mladšího dryasu došlo ke dvěma výkyvům podobným výkyvům z Černého jezera v hloubkách 1965 a 1968 cm. Na začátku holocénu teplota vystoupala k 12 °C.

Teplotní rekonstrukce geograficky nejbližší Šumavě proběhla ve slovenském pohoří Vihorlat podle sedimentového profilu jezera Hypkaňa v nadmořské výšce 820 m se současnými průměrnými červencovými teplotami 14–16 °C. Rekonstruovaná teplota se během YD pohybovala mezi 7,2 a 10,8 °C s dvěma drobnými poklesy v období 12 850–12 600 a 12 400–12 200 cal yr BP. Rozdíl mezi současnou a rekonstruovanou teplotou je srovnatelný s rozdílem teplot v případě Černého jezera. Na začátku holocénu (11 600 cal yr BP) teplota stoupla o mnohem víc, a to o 3,4 °C.

Podobné rozdíly rekonstruovaných teplot popisují i Birks et al., (2012), kteří aplikovali norský model na sedimentový profil jezera Jansvatnet v severním Norsku. Teploty byly během pozdně

glaciálního interstadiálu přibližně o 4 °C nižší, v mladším dryasu pak o 7 °C nižší než v současnosti. Obzvláště v teplejším období relativně hodně kolísaly.

Ilyashuk et al., (2009) se zabývali teplotním průběhem pozdního glaciálu s využitím sedimentů bývalého jezera poblíž hory Maloja Pass v Centrálních Švýcarských Alpách (1865 m n.m., současná průměrná červencová teplota 10,8 °C). Teploty rekonstruované podle švýcarského modelu porovnávali s křivkou $d^{18}O$ z ledovcového vrtu NGRIP. Během Allerödu teploty oscilovaly mezi 8 až 12 °C, v první polovině YD se snížily na průměrných 8,8 °C, v druhé polovině mírně vzrostly (9,8 °C) a na začátku holocénu (11 800 cal yr BP) opět vzrostly o 4 °C. Na této lokalitě se tedy podařilo prokázat rozdílný průběh fází mladšího dryasu.

Rekonstruovaná teplota podle profilu z norského jezera Krakenes (Aarnes et al., 2012; Brooks and Birks, 2000) se v Allerödu pohybovala kolem 10 °C, během YD je pak teplotní křivka do určité míry podobná křivce z Černého jezera. V první polovině intenzivně kolísá mezi 5 a 8 °C, v druhé polovině kontinuálně stoupá a ž k holocénním 10 °C.

Obecně lze říci, že oproti Černému jezeru byly rozdíly v rekonstruovaných teplotách mezi teplými a studenými fázemi pozdního glaciálu v různých částech Evropy vyšší, shodovaly se však ve své rozkolísanosti, obzvlášť v období pozdně glaciálního interstadiálu, kdy pravděpodobně docházelo k intenzivním výkyvům teplot typickým pro konce glaciálů.

5.4. Srovnání podmínek v Černém jezeře s jinými českými lokalitami

V České republice do dnešní doby nebyla provedena žádná teplotní rekonstrukce, existuje však několik studií rekonstruujiících klima pozdního glaciálu jiným způsobem. Nejčastěji se jedná o rekonstrukci vegetačního pokryvu na základě pylové analýzy jezerních profilů (Jankovská et al., 2017; Petr et al., 2014; Svoboda et al., 2017). V období mladšího dryasu byly ve všech studiích hojně rozšířeny chladnomilné a suchomilné rostliny (*Juniperus*, *Artemisia*, *Helianthemum*), v předchozím insterstadiálu a následujícím raném holocénu ustoupily ve prospěch dřevin *Pinus* a *Betula* stejně jako v případě Černého jezera. Na lokalitě Maleník (Podbeskydská pahorkatina) (Jankovská et al., 2017) se v raném holocénu také rozšířila zelená řasa *Botryococcus* a indikovala tak zpřístupnění živin ve vodním sloupci. Na lokalitě Chrást v Polabí (Petr et al., 2014) došlo během Allerödu k mnohem většímu rozvoji vodních makrofyt, především stolítku *Myriophyllum spicatum*.

Co se týče ostatních šumavských jezer, věnovaly se paleoklimatické rekonstrukce z období pozdního glaciálu pouze Plešnému jezeru (Jankovská et al., 2017; Pražáková et al., 2006) a zaniklému jezeru Stará Jímka. Kletetschka et al., (2018) objevili ve Staré Jímce vrstvu

sopečného popela známou jako Laacher See tephra, která zaznamenala časově identifikovanou sopečnou erupci bývalého evropského vulkánu ($12,900 \pm 560$ cal yr BP, Bogaard, 1995). Její přítomnost v sedimentu proto zjednodušila datování celého profilu. Tuto vrstvu se v Černém jezeře nepodařilo identifikovat. Sediment Staré Jímky vyhodnotili také pomocí ztráty žíháním (LOI), kterým byl stanoven obsah organické hmoty v sedimentu dryasového stáří na 12 – 8 %. Obecně se množství organické hmoty stanovené ztrátou žíháním považuje za přibližně dvojnásobek obsahu organického uhlíku, a tento přepočtení bývá zpravidla nejčastěji používán. Různí autoři však uvádějí faktor přepočtu vyšší (2,13) nebo nižší (1,8) (Veres, 2002). Za předpokladu, že $LOI = 2 \times C_{org}$, obsah organického uhlíku ve Staré Jímce by odpovídal hodnotám mezi 6–4 % C_{org} .

Obsah organického uhlíku stanovovali také Pražáková et al., (2006) v Plešném jezeře. V období 11 100 a 12 500 cal yr BP, kam časově spadá mladší dryas, obsahoval sediment 5–10 % C_{org} . Obě jezera, Plešné i Stará jímka, byla v tomto období více produktivní než Černé jezero s maximálně 2 % C_{org} .

6. Závěr

Mladší dryas, chladný klimatický výkyv na konci poslední doby ledové, se podle grónského ledovcového vrtu GRIP odehrál před 12 650 až 11 500 lety. V poslední době se zjišťuje, že jeho průběh se lišil nejenom na severní a jižní polokouli, ale také v mnohem menších prostorových škálách, jako je západní a východní Evropa. Cílem této práce bylo zjistit, jakým způsobem tento stadiál probíhal ve střední Evropě, a to na základě sedimentového profilu z Černého jezera na Šumavě. Ke klimatické rekonstrukci byly využity subfossilní zbytky pakomárů, které se v něm zachovaly, a pomocí kterých lze zrekonstruovat původní průměrnou červencovou teplotu. Provedena byla také geochemická analýza, která určila intenzitu eroze, úživnost jezera a jeho zdroje organických látek. Pro doplnění informací o povodí byla využita také pylová analýza. Analyzována byla část profilu, která časově pokrývá období pozdního glaciálu a raného holocénu. Celý úsek byl rozdělen na 3 signifikantní zóny, z nichž první pravděpodobně odpovídá staršímu dryasu (13 583 – 13 394 cal yr BP), druhá zahrnuje interstadiál Alleröd a stadiál mladší dryas (13 394 – 11 394 cal yr BP) a třetí raný holocén (11 394 – 11 138 cal yr BP). Společenstvo pakomárů sice vykazovalo posuny také na hranicích mezi stadiálem a interstadiálem (12 383 cal yr BP) a přibližně v polovině YD (12 190 cal yr BP), ale jejich signifikantnost nebyla prokázána, změna navíc nebyla podpořena ani geochemickou, ani pylovou analýzou.

Společenstvo pakomárů podléhalo dlouhodobé sukcesi, ve většině sledovaného profilu ale dominovaly 3 profundální taxony: *Micropsectra radialis*-type, *Heterotrissocladius grimshawii*-type a *Procladius* sp.. První dva z nich se ve svojí dominanci střídali v závislosti na množství organické hmoty v sedimentu. Tyto profundální druhy byly doprovázeny druhy litorálními, které byly hojné především v úsecích profilu odpovídajících Allerödu a ranému holocénu. Během mladšího dryasu téměř vymizely, zůstala jen chladnomilná *Corynoneura arctica*-type a *Tanytarsus*-type Poland. Nejstarší úsek profilu byl odlišný, kromě výše zmíněných profundálních druhů se zde vyskytovaly také chladnomilné oligostenotermní rody *Pseudodiamesa*, *Paracladius* a *Paracladopelma*. Taxony v něm byly mnohem rovnoměrněji zastoupeny.

Podle švýcarsko-norského WA-PLS modelu byla na základě abundancí subfossilních pakomárů rekonstruována průměrná červencová teplota. V celém sledovaném profilu nabývala hodnot 8,30 až 10,31 °C. Průměrné hodnoty pro období staršího dryasu byly 8,92 °C, Allerödu 9,61 °C, mladšího dryasu 9,17 a raného holocénu 10 °C. Rekonstruovaná teplota v celém průběhu křivky kolísala, což odpovídá nestálému pozdně glaciálnímu klimatu. Na jiných evropských lokalitách,

kde byly provedeny teplotní rekonstrukce, byly ale teplotní výkyvy a dryasové ochlazení mnohem intenzivnější.

Proxy data naznačují určité rozdíly v humiditě jednotlivých období, kvantifikovat tyto změny však nebylo možné z důvodu neexistence modelu, který by rekonstruoval srážkový úhrn. Geochemická analýza ale ukazuje na vlhčí klima během Allerödu a také během krátké epizody uprostřed YD. Naopak období staršího dryasu a první poloviny mladšího dryasu je charakteristické vyššími hodnotami $\delta^{13}\text{C}$, které mohou indikovat hydrologickou izolaci jezera. Černé jezero bylo v pozdním glaciálu ultraoligotrofní až oligotrofní, s minimálním množstvím organické hmoty v sedimentu (0,48 – 2,84 % C_{org}) a dobře prokysličeným hypolimniem. Další šumavská jezera (Plešné, Stará Jímka) obsahovala v této době mnohem více organické hmoty, což patrně ovlivnilo i jejich současnou podobu.

7. Použitá literatura

- Aarnes, I., Kühl, N., Birks, H.H., 2012. Quantitative climate reconstruction from late-glacial and early Holocene plant macrofossils in western Norway using the probability density function approach. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 170, 27–39.
- Alley, R.B., 2000. The Younger Dryas cold interval as viewed from central Greenland. *Quat. Sci. Rev.* 19, 213–226.
- Ammann, B., Birks, H.J.B., Brooks, S.J., Eicher, U., Von Grafenstein, U., Hofmann, W., Lemdahl, G., Schwander, J., Tobolski, K., Wick, L., 2000. Quantification of biotic responses to rapid climatic changes around the Younger Dryas - A synthesis, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Andersson, G. (1896) *Svenska vaxtvarldens historia*. Stockholm: P.A. Norstedt & Soner.
- Armitage, P.D., Cranston, P.S., Pinder, L.C. V, 1995. *The Chironomidae : biology and ecology of non-biting midges* / edited by P.D. Armitage, P.S. Cranston, L.C.V. Pinder.
- Babůrek, J., 2001. Šumava. In Pošmourný, K. (ed.) *Geologie národních parků České republiky, Český geologický ústav, Praha*.
- Babůrek, J., Adamová, M., Buřková, I. a kol., 2007. Vysvětlivky k základní geologické mapě ČR 1:25 000 32–111 Březník. Závěrečná zpráva, MS Česká geologická služba. Praha, 1–57
- Birks, H.H., Jones, V.J., Brooks, S.J., Birks, H.J.B., Telford, R.J., Juggins, S., Peglar, S.M., 2012. From cold to cool in northernmost Norway: Lateglacial and early Holocene multi-proxy environmental and climate reconstructions from Jansvatnet, Hammerfest. *Quat. Sci. Rev.* 33, 100–120.
- Birks, J. (2003). *Chironomidae (Insecta: Diptera)*. V R. B. Anson Mackay, *Global Change in the Holocene* (stránky 328-341). London: Arnold.
- Blaauw, M., Christeny, J.A., 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Anal.* 6, 457–474.
- Van den Bogaard, P. (1995). $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages of sanidine phenocrysts from Laacher See Tephra (12,900 yr BP): Chronostratigraphic and petrological significance. *Earth and Planetary Science Letters*, 133, 163-174.
- Boggero, A., Füreder, L., Lencioni, V., Simcic, T., Thaler, B., Ferrarese, U., Lotter, A.F., Ettinger, R., 2006. Littoral chironomid communities of Alpine lakes in relation to environmental factors. *Hydrobiologia* 562, 145–165.
- Brauer, A., Endres, C., Günter, C., Litt, T., Stebich, M., Negendank, J.F.W., 1999. High resolution sediment and vegetation responses to Younger Dryas climate change in varved lake sediments from Meerfelder Maar, Germany. *Quat. Sci. Rev.* 18, 321–329.
- Brodersen, K.P., Quinlan, R., 2006. Midges as palaeoindicators of lake productivity, eutrophication and hypolimnetic oxygen. *Quat. Sci. Rev.* 25, 1995–2012.
- Brooks, S. J., Langdon, P. G., Heiri, O., 2007. *The Identification and Use of Palaeoarctic Chironomidae Larvae in Palaeoecology*. QRA Technical Guide No. 10, Quaternary Research Association, London. 276 pp.
- Brooks, S.J., Bennion, H., Birks, H.J.B., 2001. Tracing lake trophic history with a chironomid-total phosphorus inference model. *Freshw. Biol.* 46, 513–533.
- Brooks, S.J., Birks, H.J.B., 2000. Chironomid-inferred late-glacial and early-Holocene mean July air temperatures for Kråkenes Lake, western Norway 77–89.
- Buczkó, K., Magyari, E., Hübener, T., Braun, M., Bálint, M., Tóth, M., Lotter, A.F., 2012. Responses of diatoms

- to the Younger Dryas climatic reversal in a South Carpathian mountain lake (Romania). *J. Paleolimnol.* 48, Carlson, A.E., 2013. The Younger Dryas Climate Event, 2nd ed, Encyclopedia of Quaternary Science. Elsevier B.V.
- Chang, J.C., Woodward, C., Shulmeister, J., 2017. Reconstructing terrestrial temperatures in the Australian subtropics and tropics: A chironomid based transfer function approach. *Quat. Int.* 449, 136–148.
- Choudhary, P., Routh, J., Chakrapani, G.J., 2009. An environmental record of changes in sedimentary organic matter from Lake Sattal in Kumaun Himalayas, India. *Sci. Total Environ.* 407, 2783–2795.
- Das, S.K., Routh, J., Roychoudhury, A.N., Klump, J.V., 2008. Elemental (C, N, H and P) and stable isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) signatures in sediments from Zeekoewlei, South Africa: A record of human intervention in the lake. *J. Paleolimnol.* 39, 349–360.
- Davison, W., 1993. Iron and Manganese in Water. *Earth-Science Rev.* 34, 119–163.
- Dorale JA, et al. (2010) Isotopic evidence for Younger Dryas aridity in the North American midcontinent. *Geology* 38: 519–522.
- Eggermont, H., Heiri, O., Verschuren, D., 2006. Fossil Chironomidae (Insecta: Diptera) as quantitative indicators of past salinity in African lakes. *Quat. Sci. Rev.* 25, 1966–1994.
- Erdtman, G. 1969: Handbook of palynology. Munksgaard, Kobenhavn.
- Firestone, R.B., West, A., Kennett, J.P., Becker, L., Bunch, T.E., Revay, Z.S., Schultz, P.H., Belgia, T., Kennett, D.J., Erlandson, J.M., Dickenson, O.J., Goodyear, A.C., Harris, R.S., Howard, G.A., Kloosterman, J.B., Lechler, P., Mayewski, P.A., Montgomery, J., Poreda, R., Darrah, T., Hee, S.S.Q., Smith, A.R., Stich, A., Topping, W., Wittke, J.H., Wolbach, W.S., 2007. Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 16016–21.
- Ghosh, S., 2015. Palaeoecological interpretation of stable carbon and nitrogen isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of bulk organic matter in sediments of Lake Loktak, Manipur, India.
- Gu, B., Schelske, C.L., Brenner, M., 1996. Relationship between sediment and plankton isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and primary productivity in Florida lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 875–883.
- Hájková, P., Pařil, P., Petr, L., Chattová, B., Matys Grygar, T., Heiri, O., 2016. A first chironomid-based summer temperature reconstruction (13–5 ka BP) around 49°N in inland Europe compared with local lake development. *Quat. Sci. Rev.* 141, 94–111.
- Hamerlík, L., Bitušík, P., 2009. The distribution of littoral chironomids along an altitudinal gradient in High Tatra Mountain lakes: Could they be used as indicators of climate change? *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.* 45, 145–156.
- Hammarlund, D., Velle, G., Wolfe, B.B., Edwards, W.D., Barnekow, L., Bergman, J., Lamme, S., Snowball, I., Wohlfarth, B., Possnert, G., 2004. Palaeolimnological and sedimentary responses to Holocene forest retreat in the Scandes Mountains, west-central Sweden 6, 862–876.
- Hartz I and Milthers V (1901) Det senglacie ler i Allerød tegelværksgrav. *Meddelelser Danks Geologisk Foreningen* 8: 31–60.
- Heiri, O., Brooks, S.J., Birks, H.J.B., Lotter, A.F., 2011. A 274-lake calibration data-set and inference model for chironomid-based summer air temperature reconstruction in Europe. *Quat. Sci. Rev.* 30, 3445–3456.
- Hodell, D. a, Schelske, C.L., 1998. Production, sedimentation, and isotopic composition of organic matter in Lake

- Ontario. *Limnol. Oceanogr.* 43, 200–214. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.2.0200>
- Holmes, N., Langdon, P.G., Caseldine, C., Brooks, S.J., Birks, H.J.B., 2011. Merging chironomid training sets: Implications for palaeoclimate reconstructions. *Quat. Sci. Rev.* 30, 2793–2804.
- Hošek, J., Pokorný, P., Kubovčík, V., Horáček, I., Žáčková, P., Kadlec, J., Rojik, F., Lisá, L., Bučkuliaková, S., 2014. Late glacial climatic and environmental changes in eastern-central Europe: Correlation of multiple biotic and abiotic proxies from the Lake Švarcenberk, Czech Republic. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 396, 155–172.
- Hošek, J., Pokorný, P., Prach, J., Lisá, L., Grygar, T.M., Knésl, I., Trubač, J., 2017. Late Glacial erosion and pedogenesis dynamics: Evidence from high-resolution lacustrine archives and paleosols in south Bohemia (Czech Republic). *Catena* 150, 261–278.
- Chlupáč, I. a kol., 2002. *Geologická minulost České republiky*. Academia Praha, 1–436.
- Ilyashuk, B., Gobet, E., Heiri, O., Lotter, A.F., van Leeuwen, J.F.N., van der Knaap, W.O., Ilyashuk, E., Oberli, F., Ammann, B., 2009. Lateglacial environmental and climatic changes at the Maloja Pass, Central Swiss Alps, as recorded by chironomids and pollen. *Quat. Sci. Rev.* 28, 1340–1353.
- Iversen, J., 1954. The Late-glacial flora of Denmark and its relation to climate and soil. *Danm. Geol. Unders.* 2, 87–119.
- Jankovská, V., 2006. Late Glacial and Holocene history of Plešné Lake and its surrounding landscape based on pollen and palaeoalgalogical analyses. *Biologia (Bratisl.)* 61, S371–S385.
- Jankovská, V., Baroň, I., Nývlt, D., Krejčí, O., Krejčí, V., 2017. Last Glacial to Holocene vegetation succession recorded in polyphase slope-failure deposits on the Maleník Ridge, Outer Western Carpathians. *Quat. Int.*
- Jin, Z.D., Cao, J.J., Wu, J.L., Wang, S.M., 2006. A Rb/Sr record of catchment weathering response to Holocene climate change in Inner Mongolia. *Earth Surf. Process. Landf.* 31,
- Jessen, K. (1938). Some West Baltic pollen diagrams. *Quarta(r)* 1, 14} 139.
- Johnson, A.M., 1976. The climate of Peru, Bolivia, and Ecua- dor. In: Schwerdtfeger, W. (Ed.), *Climates of Central and South America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 147–218
- Jones, R.L., O'Brien, C.E., Coope, G.R., 2004. Palaeoenvironmental reconstruction of the Younger Dryas in Jersey, UK Channel Islands, based on plant and insect fossils. *Proc. Geol. Assoc.* 115, 43–53.
- Kletetschka, G., Vondrák, D., Hrubá, J., Procházka, V., Nabelek, L., Svitavská-Svobodová, H., Bobek, P., Horická, Z., Kadlec, J., Takac, M., Stuchlik, E., 2018. Cosmic-Impact Event in Lake Sediments from Central Europe Postdates the Laacher See Eruption and Marks Onset of the Younger Dryas. *J. Geol.* 126, 000–000.
- Koinig, K.A., Shotyk, W., Lotter, A.F., Ohlendorf, C., Sturm, M., 2003. 9000 years of geochemical evolution of lithogenic major and trace elements in the sediment of an alpine lake - the role of climate, vegetation, and land-use history. *J. Paleolimnol.* 30, 307–320.
- Koinig, K.A., Shotyk, W., Ohlendorf, C., Sturm, M., 2003. 9000 Years of Geochemical Evolution of Lithogenic Major and Trace Elements in the Sediment of an Alpine Lake – the Role of Climate , Vegetation , and Land- . *J. Paleolimnol.* 30, 307–320.
- Kurek, J., Cwynar, L.C., Mathewes, R.W., Barley, E.M., Walker, Æ.I.R., Kurek, Æ.J., Cwynar, L.C., Mathewes, Æ.R.W., Gajewski, K., Finney, Æ.B.P., 2014. A northwest North American training set: distribution of freshwater midges in relation to air temperature and lake depth.
- Larocque-Tobler, I., 2014. The Polish sub-fossil chironomids. *Palaeontol. Electron.* 17, 1–28.

- Larocque, I. R. H. (2001). Chironomids as indicators of climate change: a 100-lake training set from a subarctic region of northern Sweden (Lapland). *Journal of Paleolimnology* 26, stránky 307-322.
- Larocque-Tobler, I., Grosjean, M., Kamenik, C., 2011. Calibration-in-time versus calibration-in-space (transfer function) to quantitatively infer July air temperature using biological indicators (chironomids) preserved in lake sediments. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 299, 281–288.
- Larocque, I., 2001. How many chironomid head capsules are enough? A statistical approach to determine sample size for palaeoclimatic reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*
- Larocque, I., Hall, R.I., 2002. Chironomids as quantitative indicators of mean July air temperature : validation by comparison with century-long meteorological records from northern Sweden. *J. Paleolimnol.* 29, 475–493.
- Leng, M.J., Marshall, J.D., 2004. Palaeoclimate interpretation of stable isotope data from lake sediment archives. *Quat. Sci. Rev.* 23, 811–831.
- Li, G., Piper, D.J.W., 2015. The influence of meltwater on the Labrador Current in Heinrich event 1 and the Younger Dryas. *Quat. Sci. Rev.* 107, 129–137.
- Limondin-Lozouet, N., Antoine, P., 2001. Palaeoenvironmental changes inferred from malacofaunas in the Lateglacial and early Holocene fluvial sequence at Conty, northern France. *Boreas* 30, 148–164.
- Litt, T., Brauer, A., Goslar, T., Merkt, J., Bałaga, K., Müller, H., Ralska-Jasiewiczowa, M., Stebich, M., Negendank, J.F.W., 2001. Correlation and synchronisation of Lateglacial continental sequences in northern central Europe based on annually laminated lacustrine sediments. *Quat. Sci. Rev.* 20, 1233–1249.
- Lotter, A.F., Birks, H.J.B., Eicher, U., Hofmann, W., Schwander, J., Wick, L., 2000. Younger Dryas and Allerød summer temperatures at Gerzensee (Switzerland) inferred from fossil pollen and cladoceran assemblages. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 159, 349–361.
- Lotter, A.F., Birks, H.J.B., Hofmann, W., Marchetto, A., 1997. Modern diatom , cladocera , chironomid , and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps . I . Climate. *J. Paleolimnol.* 18, 395–420.
- Luoto, T.P., Nevalainen, L., Kultti, S., Sarmaja-Korjonen, K., 2011. An evaluation of the influence of water depth and river inflow on quantitative Cladocera-based temperature and lake level inferences in a shallow boreal lake. *Hydrobiologia* 676, 143–154.
- Magny, M., Aalbersberg, G., Bégeot, C., Benoit-Ruffaldi, P., Bossuet, G., Disnar, J.R., Heiri, O., Laggoun-Defarge, F., Mazier, F., Millet, L., Peyron, O., Vannière, B., Walter-Simonnet, A.V., 2006. Environmental and climatic changes in the Jura mountains (eastern France) during the Lateglacial-Holocene transition: A multi-proxy record from Lake Lautrey. *Quat. Sci. Rev.* 25, 414–445.
- Magyari, E.K., Jakab, G., B?lint, M., Kern, Z., Buczk?, K., Braun, M., 2012. Rapid vegetation response to Lateglacial and early Holocene climatic fluctuation in the South Carpathian Mountains (Romania). *Quat. Sci. Rev.* 35, 116–130.
- Mangerud, J., Andersen, S.T., Berglund, B.E., Donner, J.J., 1974. Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas* 3, 109–128.
- Medeiros, A.S., Gajewski, K., Porinchu, D.F., Vermaire, J.C., Wolfe, B.B., 2015. Detecting the influence of secondary environmental gradients on chironomid-inferred paleotemperature reconstructions in northern North America. *Quat. Sci. Rev.* 124, 265–274.
- Mentlik, P., Engel, Z., Braucher, R., Léanni, L., Arnold, M., Aumaître, G., Bourlés, D., Keddadouche, K., 2013.

- Chronology of the Late Weichselian glaciation in the Bohemian Forest in Central Europe. *Quat. Sci. Rev.* 65, 120–128.
- Meyers, P.A., 1997. Organic geochemical proxies of paleoenvironmental, paleolimnologic and paleoclimatic processes. *Org. Geochem.* 27, 213–250.
- Meyers, P.A., 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Org. Geochem.* 34, 261–289.
- Meyers, P.A., 1990. Impacts of late Quaternary fluctuations in water level on the accumulation of sedimentary organic matter in Walker Lake, Nevada. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 78, 229–240.
- Meyers, P.A., Lallier-Vergès, E., 1999. Lacustrine sedimentary organic matter of Late Quaternary paleoclimates. *J. Paleolimnol.* 21, 345–372.
- Millet, L., Rius, D., Galop, D., Heiri, O., Brooks, S.J., 2012. Chironomid-based reconstruction of Lateglacial summer temperatures from the Ech palaeolake record (French western Pyrenees). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 315–316, 86–99.
- Moreno PI, et al. (2009) Renewed glacial activity during the Antarctic cold reversal and persistence of cold conditions until 11.5 ka in southwestern Patagonia. *Geology* 37: 375–378.
- Nazarova, L., Herzschuh, U., Wetterich, S., Kumke, T., Pestryakova, L., 2011. Chironomid-based inference models for estimating mean July air temperature and water depth from lakes in Yakutia, northeastern Russia. *J. Paleolimnol.* 45, 57–71.
- Nazarova, L., Self, A.E., Brooks, S.J., van Hardenbroek, M., Herzschuh, U., Diekmann, B., 2014. Northern Russian chironomid-based modern summer temperature data set and inference models. *Glob. Planet. Change* 134, 10–25.
- Nedbalová, L., Fott, J., Kohout, L., Vrba, J., Kopáček, J., Soldán, T., Macek, M., 2006. Biological recovery of the Bohemian Forest lakes from acidification. *Biol.* 61.
- Nesbitt, H.W., Markovics, G., Price, R.C., 1980. Chemical processes affecting alkalis and alkaline earths during continental weathering. *Geochim. Cosmochim. Acta* 44, 1659–1666.
- Neugebauer, I., Brauer, A., Dräger, N., Dulski, P., Wulf, S., Plessen, B., Mingram, J., Herzschuh, U., Brande, A., 2012. A Younger Dryas varve chronology from the Rehwiese palaeolake record in NE-Germany. *Quat. Sci. Rev.* 36, 91–102.
- Nevalainen, L., Luoto, T.P., 2012. Faunal (Chironomidae, Cladocera) responses to post-Little Ice Age climate warming in the high Austrian Alps. *J. Paleolimnol.* 48, 711–724.
- Newnham RM and Lowe DJ (2000) Fine-resolution pollen record of late-glacial climate reversal from New Zealand. *Geology* 28: 759–762.
- Olander, A. K. (1997). Surface sediment Chironomidae (Insecta: Diptera) distributions along an ecotonal transect in subarctic Fennoscandia: developing a tool for palaeotemperature reconstructions. *Journal of Paleolimnology* 18, stránky 45-59.
- Olander, H., Birks, H.J.B., Korhola, A., Blom, T., 1999. An expanded calibration model for inferring lakewater and air temperatures from fossil chironomid assemblages in northern Fennoscandia. *The Holocene* 9,3, 279–294.
- Pawlowski, D., Plóciennik, M., Brooks, S.J., Luoto, T.P., Milecka, K., Nevalainen, L., Peyron, O., Self, A., Zielinski, T., 2015. A multiproxy study of Younger Dryas and Early Holocene climatic conditions from the

- Grabia River paleo-oxbow lake (central Poland). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 438, 34–50.
- Petr, L., Sádlo, J., Žáčková, P., Lisá, L., Novák, J., Rohovec, J., Pokorný, P., 2014. Late-Glacial and Holocene Environmental History of an Oxbow Wetland in the Polabí Lowland (River Elbe, Czech Republic); a Context-Dependent Interpretation of a Multi-Proxy Analysis. *Folia Geobot.* 49, 137–162.
- Pinter, N., Scott, A.C., Daulton, T.L., Podoll, A., Koeberl, C., Anderson, R.S., Ishman, S.E., 2011. The Younger Dryas impact hypothesis: A requiem. *Earth-Science Rev.* 106, 247–264.
- Plán péče o NPR Černé a Čertovo jezero na období 2013–2023)
- Plóciennik, M., Self, A., Birks, H.J.B., Brooks, S.J., 2011. Chironomidae (Insecta: Diptera) succession in Zabieniec bog and its palaeo-lake (central Poland) through the Late Weichselian and Holocene. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 307, 150–167.
- Pokorný, P., 2002. A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in Czech Republic. *Quat. Int.* 91, 101–122.
- Pokorný, P., Jankovská, V., 2000. Long-term vegetation dynamics and the infilling process of a former lake (Švarcenberk, Czech Republic). *Folia Geobot.* 35, 433–457.
- Pražáková, M., Fott, J., Veselý, J., Majer, V., Kopáček, J., 2006. The long-term succession of cladoceran fauna and palaeoclimate forcing: A 14,600-year record from Plešné Lake, the Bohemian Forest. *Biol.* 61.
- Quinlan, R., Smol, J.P., 2001. Chironomid-based inference models for estimating end-of-summer hypolimnetic oxygen from south-central Ontario shield lakes. *Freshw. Biol.* 46, 1529–1551.
- Quit E. (1975). *Klimatické oblasti ČSR. Mapa 1: 500 000.* - Geologický ústav ČSAV, Brno.
- Strnad, E., 2003. Podnebí Šumavy, 35–44. In Anděra, M. A Zavřel, P., Šumava, příroda, historie, život, Baset, Praha, 2003.
- R.Walker, I., Levesque, A.J., Cwynar, L.C., Lotter, A.F., 1997. An expanded surface-water palaeotemperature inference model for use with fossil midges from eastern Canada fossil midges from eastern Canada.
- Ramsey, C.B., Scott, E.M., van der Plicht, J., 2013. Calibration for Archaeological and Environmental Terrestrial Samples in the Time Range 26–50 ka cal BP. *Radiocarbon* 55, 2021–2027.
- Rasmussen, S.O., Andersen, K.K., Svensson, A.M., Steffensen, J.P., Vinther, B.M., Clausen, H.B., Johnsen, S.J., Larsen, L.B., Bigler, M., Ro, R., Fischer, H., 2006. A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination. *J. Geophys. Res. Atmos.* 111, 1–16.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., van der Plicht, J., 2013. IntCal13 and Marine13 Radiocarbon Age Calibration Curves 0–50,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 55.
- Renssen, H., Geel, B. Van, Plicht, J. Van Der, Magny, M., 2000. Reduced solar activity as a trigger for the start of the Younger Dryas ? 71.
- Renssen, H., Mairesse, A., Goosse, H., Mathiot, P., Heiri, O., Roche, D.M., Nisancioglu, K.H., Valdes, P.J., 2015. Multiple causes of the Younger Dryas cold period. *Nat. Geosci.* 8, 946–949.
- Rozbory Chráněné krajinné oblasti Šumava k Plánu péče o CHKO Šumava na období 2012 - 2027, Správa CHKO Šumava

- S.J. Brooks, H.J.B.B., 2001. Chironomid-inferred air temperatures from Lateglacial and Holocene sites in north-west Europe: progress and problems. *Quat. Sci. Rev.* 20, 1723–1741.
- Šantrůček, J., Šantrůčková, H., (2014). *Stabilní izotopy a jejich použití v biologii a ekologii*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- Shakun JD and Carlson AE (2010) A global perspective on Last Glacial Maximum to Holocene climate change. *Quaternary Science Reviews* 29: 1801–1816.
- Shuman B, Bartlein PJ, and Webb T (2005) The magnitudes of millennial- and orbital- scale climatic change in eastern North America during the late Quaternary. *Quaternary Science Reviews* 24: 2194–2206.
- Skurčáková, A. (2016) *Identifikace a synchronizace mladšího dryasu v sedimentech evropských jezer*. Bakalářská práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta
- Šobr, M., Janský, B., 2016. The morphometric parameters of glacial lakes in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta* 22, 31–61.
- Soldán, T., Bojková, J., Vrba, J., Bitušík, P., Chvojka, P., Papáček, M., Peltanová, J., Sychra, J., Táτοςová, J., 2012. Aquatic insects of the Bohemian Forest glacial lakes: Diversity, long-term changes, and influence of acidification. *Silva Gabreta* 18, 123–283.
- Svoboda, J., Pokorný, P., Horček, I., Azelov, S.S., ech Abraham, V., Divišov, M., Ivanov, M., Kozákov, R., Novák, J., Novák, M., Sída, P., Perri, A., 2017. Late Glacial and Holocene sequences in rockshelters and adjacent wetlands of Northern Bohemia, Czech Republic: Correlation of environmental and archaeological records.
- Talbot, M.R. (2002) Nitrogen Isotopes in Palaeolimnology. In: Last W.M., Smol J.P. (eds) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Developments in Paleoenvironmental Research*, vol 2. Springer, Dordrecht
- Táτοςová, J., Veselý, J., Stuchlí, E., 2006. Holocene subfossil chironomid stratigraphy (Diptera: Chironomidae) in the sediment of Plešné Lake (the Bohemian Forest, Czech Republic): Palaeoenvironmental implications. *Biol.* 61.
- Teranes, J.L., Bernasconi, S.M., 2000. The record of nitrate and productivity utilization limitation provided by $\delta^{15}\text{N}$ values in lake organic matter-A study of sediment from trap and core sediments Switzerland. *Limnol. Oceanogr.* 45, 801–813.
- Teranes, J.L., Bernasconi, S.M., 2005. C values of sedimentary carbon in hypertrophic Baldeggersee, Switzerland, and implications for interpreting isotope excursions in lake sedimentary records. *Limnol. Ocean.* 50, 914–922.
- Thevenon, F., Adatte, T., Spangenberg, J.E., Anselmetti, F.S., 2012. Elemental (C/N ratios) and isotopic ($\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$) compositions of sedimentary organic matter from a high-altitude mountain lake (Meidsee, 2661 m a.s.l., Switzerland): Implications for Lateglacial and Holocene Alpine landscape evolution. *The Holocene* 22, 1135–1142.
- Torres, I.C., Inglett, P.W., Brenner, M., Kenney, W.F., Reddy, K.R., 2012. Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) values of sediment organic matter in subtropical lakes of different trophic status. *J. Paleolimnol.* 47, 693–706.
- Tóth, M., Magyari, E.K., Brooks, S.J., Braun, M., Buczkó, K., Bálint, M., Heiri, O., 2012. A chironomid-based reconstruction of late glacial summer temperatures in the southern Carpathians (Romania). *Quat. Res.* 77,
- Turek, J., Fluksová, H., Hejzlar, J., Kopáček, J., Porcal, P., 2014. Modelling air temperature in catchments of Čertovo and Plešné lakes in the Bohemian Forest back to 1781 Data sources. *Silva Gabreta* 20, 1–24.

- van Raden, U.J., Colombaroli, D., Gilli, A., Schwander, J., Bernasconi, S.M., van Leeuwen, J., Leuenberger, M., Eicher, U., 2013. High-resolution late-glacial chronology for the Gerzensee lake record (Switzerland): $\delta^{18}\text{O}$ correlation between a Gerzensee-stack and NGRIP. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 391, 13–24.
- Veres, D., 2002. A comparative study between loss on ignition and total carbon analysis on minerogenic sediments. *Geologia* 47, 171–182.
- Verschuren, D., Lal, R., Cumming, B.F., 2000. Rainfall and drought in equatorial east Africa during the past 1,100 years. *Nature* 403, 410–414.
- Vočadlova, J., 2011. Vývoj pleistocenního zalednění české části Šumavy (Případová studie z okolí Černého a Čertova jezera).
- Von Grafenstein, U., Eicher, U., Erlenkeuser, H., Ruch, P., Schwander, J., Ammann, B., 2000. Isotope signature of the Younger Dryas and two minor oscillations at Gerzensee (Switzerland): Palaeoclimatic and palaeolimnologic interpretation based on bulk and biogenic carbonates. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 159, 215–229.
- Walker, I. S. (1991). An assessment of Chironomidae as quantitative indicators of past climatic change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, stránky 975-987.
- Walker, I.R., Wilson, S.E., Smol, J.P., 1995. Chironomidae (Diptera): quantitative palaeosalinity indicators for lakes of western Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 950–960.
- Wiederholm, T. (1980). The use of benthos in lake monitoring. *Journal of the Water Pollution Control Federation* 52, stránky 537-547.
- Wilson, S.E., Gajewski, K., 2004. Modern Chironomid Assemblages and Their Relationship to Physical and Chemical Variables in Southwest Yukon and Northern British Columbia Lakes. *Arctic, Antarct. Alp. Res.* 36, 446–455.
- Wolfe, B.B., Edwards, T.W.D., Jiang, H., MacDonald, G.M., Gervais, B.R., Snyder, J.A., 2003. Effect of varying oceanicity on early- to mid-Holocene palaeohydrology, Kola Peninsula, Russia: Isotopic evidence from treeline lakes. *Holocene* 13, 153–160.
- Wunsch, C., 2006. Abrupt climate change: An alternative view. *Quat. Res.* 65, 191–203.
- Zawiska, I., Słowiński, M., Correa-Metrio, A., Obremska, M., Luoto, T., Nevalainen, L., Woszczyk, M., Milecka, K., 2015. The response of a shallow lake and its catchment to Late Glacial climate changes — A case study from eastern Poland. *Catena* 126, 1–10.

Webové stránky

www.biolib.cz

www.cuzk.cz

Programy

Benett, K. D. (1993–2009). Psimpoll 4.27

Grimm, E. C. (1991–2015). Tilia 2.0.41

RStudio 1.1.383 (2009–2017). RStudio, Inc.

Juggins, S. (2014). C2 data analysis, version 1.7.7.

8. Přílohy

Seznam příloh:

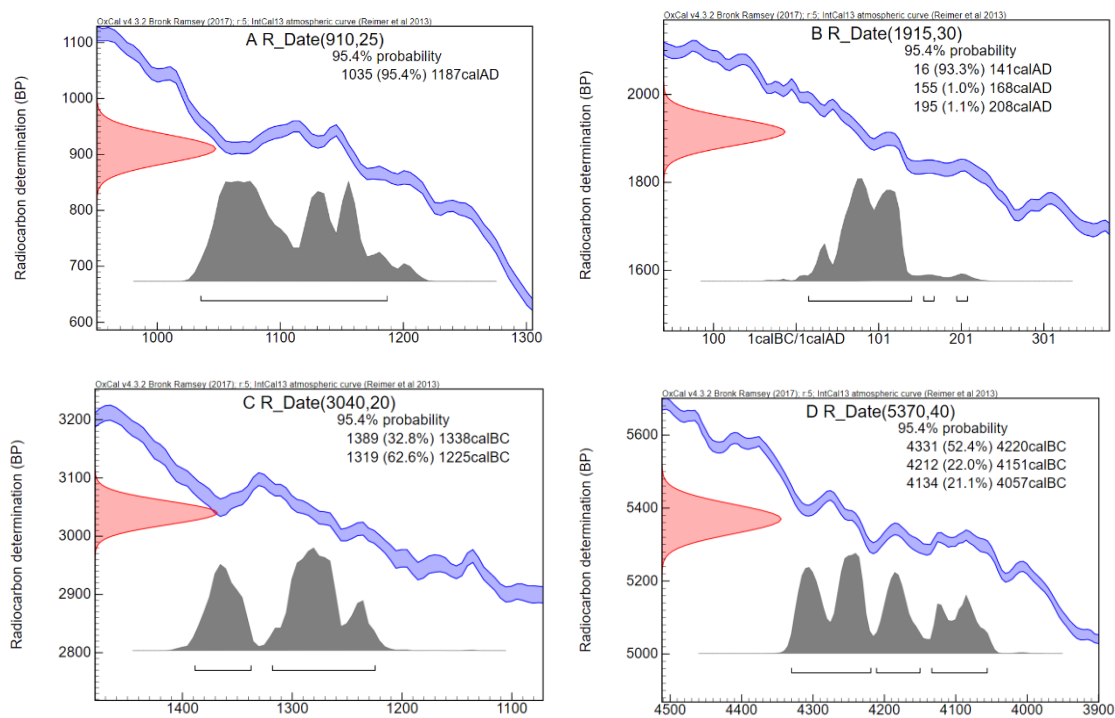
Příloha 1: výsledné kalibrační diagramy 11 radiokarbonově datovaných vrstev

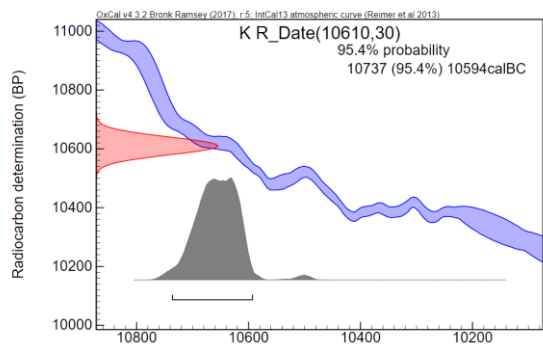
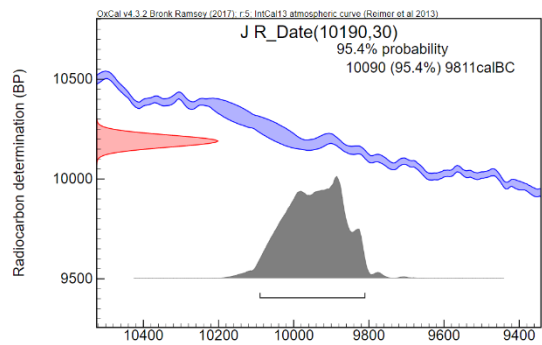
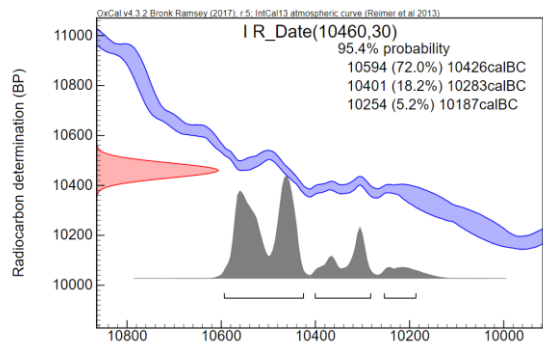
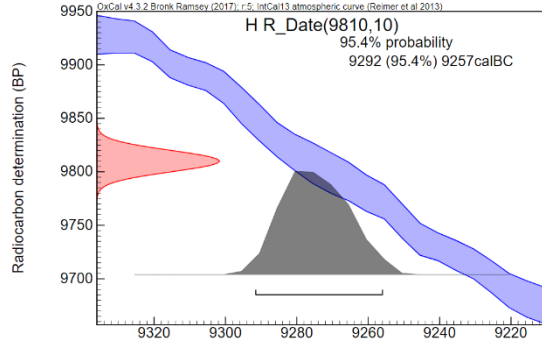
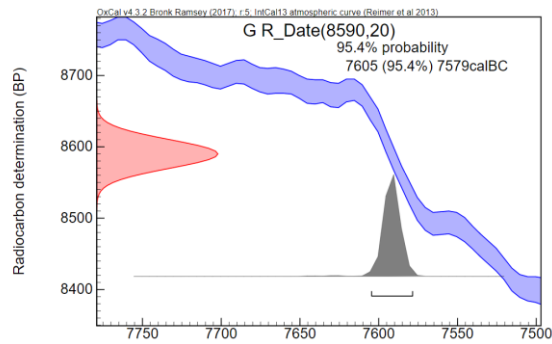
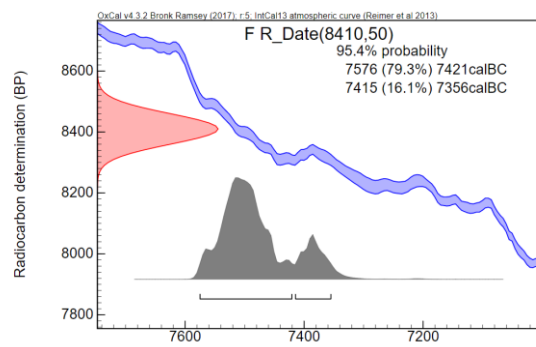
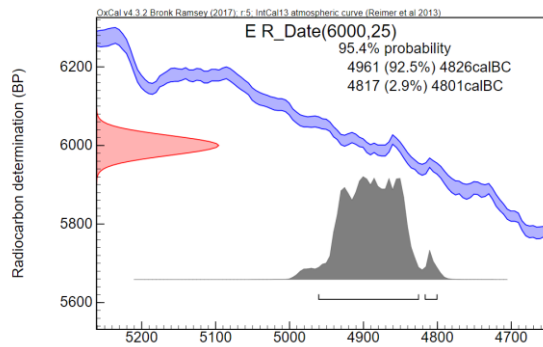
Příloha 2: Výstup metody Binary splitting by information content provedené v programu Psimpoll

Příloha 3: Vybrané fotografie hlavových kapsul pakomárů ze světelného mikroskopu (zvětšení 100x)

Příloha 4: Počítací komůrka

Příloha 1: výsledné kalibrační diagramy 11 radiokarbonově datovaných vrstev





Příloha 2: Výstup metody Binary splitting by information content provedené v programu Psimpoll

Zonation: binary splitting by information content into 10 zones

Square-root transformation

(a) residual variance

(b) variance with n zones as % of total

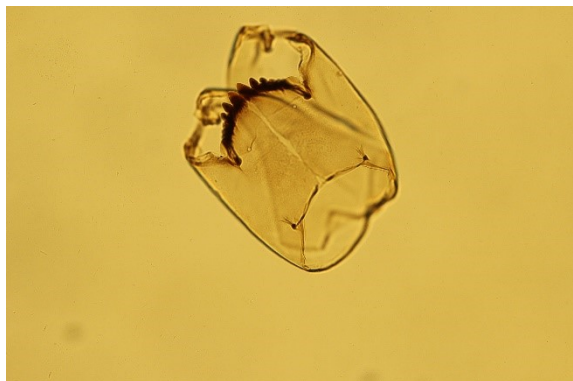
(c) variance reduction (% of total) from n - 1 zones to n zones

(d) variance reduction (% of n - 1 zones) from n - 1 zones to n zones

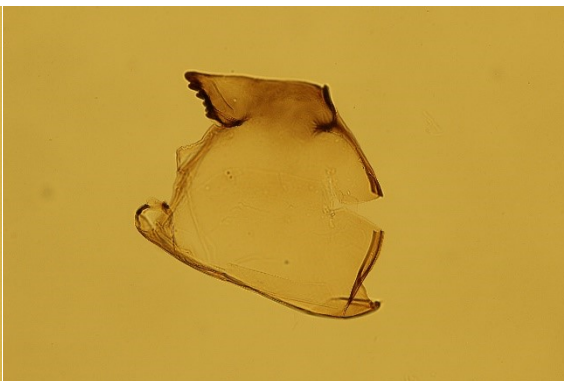
10 zones selected: numbers of samples per zone are: 3 7 7 7 6 2 1 2 2 1

n	(a)		(b)	(c)	(d)	markers								
1	60.8285	1.0000	-											
2	42.3481	0.6962	0.3038*	0.6962	1994.750									
3	36.6228	0.6021	0.0941*	0.8648	1953.000	994.750								
4	32.9958	0.5424	0.0596	0.9010	1953.000	977.250	1994.750							
5	29.8580	0.4909	0.0516	0.9049	1953.000	977.250	1986.000	1994.750						
6	26.8911	0.4421	0.0488	0.9006	1953.000	1977.250	1986.000	1994.750	1996.250					
7	23.7964	0.3912	0.0509	0.8849	1953.000	1977.250	1986.000	1994.750	1996.250	1997.250				
8	21.3639	0.3512	0.0400	0.8978	1953.000	1977.250	1986.000	1994.750	1996.250	1997.250	1998.250			
9	19.1373	0.3146	0.0366	0.8958	1953.000	1977.250	1986.000	1994.750	1995.750	1996.250	1997.250	1998.250		
10	17.6519	0.2902	0.0244	0.9224	1953.000	1965.750	1977.250	1986.000	1994.750	1995.750	1996.250	1997.250	1998.250	

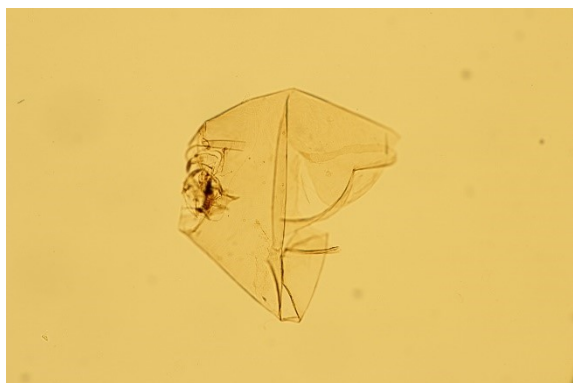
**Příloha 3: Vybrané fotografie hlavových kapsul pakomárů ze světelného mikroskopu
(zvětšení 100x)**



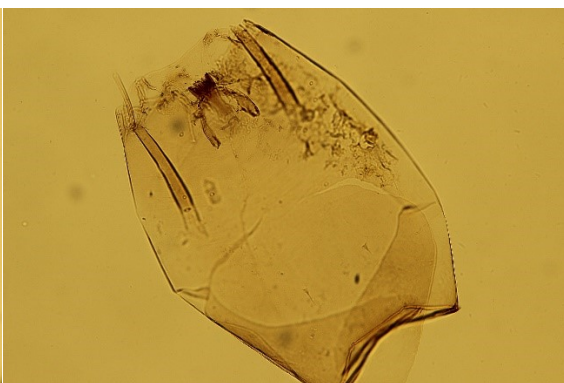
Heterotrissocladius grimshawii-type



Heterotrissocladius marcidus-type



Procladius sp.



Zavreliomyia-type A



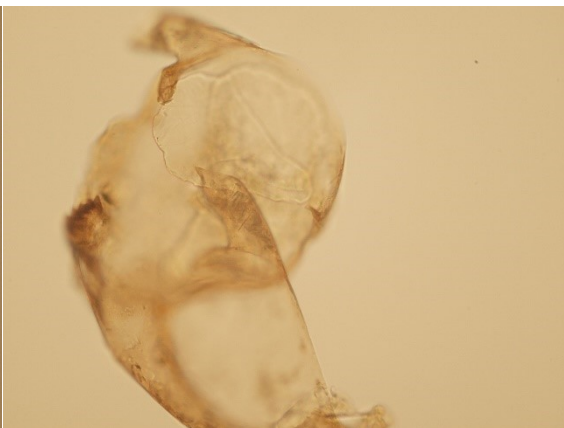
Micropsectra radialis-type (juvenil)



Micropsectra radialis-type



Tanytarsus-type Poland



Tanytarsus-type Poland

Příloha 4: Počítací komůrka

